VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Жизнь животных



ГЛАВНЕЙШИЕ ГРУППЫ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ

СЦИФОИДНЫЕ

ГИДРОЗОИ

ГРЕБНЕВИКИ

МШАНКИ

КОЛОВРАТКИ

ОЛИГОХЕТЫ

ПЛЕЧЕНОГИЕ

ПИЯВКИ

НЕМЕРТИНЫ

ГУБКИ

ПРОСТЕЙШИЕ

КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

ПОЛИХЕТЫ

ТУРБЕЛЛЯРИИ

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

1

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

В СЕМИ ТОМАХ



ТОМ ПЕРВЫЙ

ПРОСТЕЙШИЕ.
КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ.
ЧЕРВИ

ТОМ ВТОРОЙ

МОЛЛЮСКИ. ИГЛОКОЖИЕ.
ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ТОМ ТРЕТИЙ

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ТОМ ЧЕТВЕРТЫЙ

ЛАНЦЕТНИКИ. КРУГЛОРОТЫ
ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ. КОСТНЫЕ РЫБЫ

ТОМ ПЯТЫЙ

ЗЕМНОВОДНЫЕ. ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

ТОМ ШЕСТОЙ

ПТИЦЫ

ТОМ СЕДЬМОЙ

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

ТОМ ПЕРВЫЙ



ПРОСТЕЙШИЕ
ПЛАСТИНЧАТЫЕ
ГУБКИ
КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ
ГРЕБНЕВИКИ
ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ
НЕМЕРТИНЫ
КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ
КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ
ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ

Под редакцией
члена-корреспондента АН СССР
Ю. И. ПОЛЯНСКОГО

второе, переработанное

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1987

ББК 28.6
Ж 71

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик АН СССР
В. Е. СОКОЛОВ
(главный редактор),
академик АН СССР
М. С. ГИЛЯРОВ,
член-корреспондент АН СССР
Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ,

профессора:
А. Г. БАННИКОВ,
В. Д. ИЛЬИЧЕВ,
В. Д. КУЗЯКИН,
А. В. МИХЕЕВ,
С. П. НАУМОВ,
Ф. Н. ПРАВДИН,
Т. С. РАСС
доцент
Р. К. ПАСТЕРНАК

Ж 71 **Жизнь** животных. В 7 т. /Гл. ред. В. Е. Соколов. Т. 1. Простейшие. Пластинчатые. Губки. Кишечнополостные. Гребневики. Плоские черви. Немертины. Круглые черви. Кольчатые черви. Щупальцевые /Под ред. Ю. И. Полянского.— 2-е изд., перераб.— М.: Просвещение, 1987.— 448 с., 64 л. ил: ил.

В первом томе «Жизни животных» отражены современные научные знания в области беспозвоночных: простейших, кишечнополостных, червей. В книге приведены сведения о строении, происхождении, распространении, образе жизни беспозвоночных, показано их практическое значение. Книга хорошо иллюстрирована рисунками, цветными таблицами и слайдами.

Ж $\frac{4306021000-713}{103(03)-87}$ подписное ББК 28.6

© Издательство «Просвещение» 1987

ВВЕДЕНИЕ

С животными человек был связан в течение всей своей истории — использовал их в пищу, для изготовления украшений, а также и для других хозяйственных надобностей и даже в качестве менового товара и денег. Постепенно различные животные становились объектами охотничьего и рыбного промыслов, а некоторые приручались человеком. Стоянки древнего человека, как неолита, так и палеолита, служат хорошей этому иллюстрацией. Уже палеолитические стоянки человека сопровождаются иногда огромными, так называемыми кухонными кучами (иначе говоря, кучами мусорных остатков). В них всегда можно обнаружить кости рыб, птиц и зверей, а у морских побережий — раковины моллюсков и панцири ракообразных.

Совершенно естественно, что по мере развития промысла зарождались, получали развитие и зоологические познания. На пещерных и наскальных рисунках человека раннего палеолита изображены сцены охоты и объекты ее: мамонт, бизон, носорог, олень, медведь, разные рыбы и другие животные. Очевидно, охотник должен был уже располагать определенными познаниями о распространении, биологии и внутреннем строении объектов своего промысла. В дальнейшем определенные зоологические познания возникли в связи с приручением животных, развитием охотничьего и рыбного промыслов.

Родоначальником научной зоологии считается греческий ученый А р и с т о т е л ь (384—322 гг. до н. э.). Из его замечательных зоологических сочинений наибольшей известностью пользовались «История животных», «О частях животных» и «О возникновении животных». Аристотель дал описание 454 видов животных. Ему принадлежит и первая попытка дать систему животных. Им же впервые введены понятия *вида* (eidos) и *рода* (genos), конечно, совсем не в том смысле, в котором мы принимаем эти понятия сейчас. Аристотель делил всех животных на обладающих кровью и лишенных ее. Главные восемь групп животных Аристотель подразделял на более мелкие группировки. В античной Греции хорошо знали головоногих моллюсков, так как это обычная и излюбленная пища народов, живших на побережье Средиземного моря с древнейших времен, и Аристотель подразделял их (Malakia) на десятиногих и восьминогих, как и в современной зоологии. Такое подразделение животных, снабженных кровью, сохранилось и доныне, только амфибии и рептилии у Аристотеля объединены в одну группу. Очень правильно большинство ракообразных объединены у него в группе Malakostraca и т. д. Этим объясняется, что система животных, созданная гениальным греческим естествоиспытателем, опередила свое время на два тысячелетия и просуществовала в малоизмененном виде до начала XVIII столетия. Даже К. Л и н н е й (1707—1778), создатель основ современной систематики животных, не внес существенных изменений в систему Аристотеля.

Аристотель считал, что некоторые ведущие прикрепленный образ жизни животные, имеющие внешнее сходство с растениями, имеют двойную природу — растительную и животную. Идея о существовании организмов смешанной природы восходит к временам глубокой древности. Таким образом родилась группа Zoophyta (от греч. «животное» и «растение»), т. е. организмы, объединяющие признаки животных и растений. Высказывая правильную в своем существе идею о родственной близости растений и животных, ученые, однако, искали эту двойную природу не среди одноклеточных организмов (о которых, правда, ничего не знали), что было бы совершенно правильно, а среди многоклеточных.

Крупнейшим биологом был также римский естествоиспытатель П л и н и й С т а р ш и й (27—79 гг. н. э.), погибший при извержении Везувия, похоронившем под пеплом Помпею и Геркуланум, автор «Естественной истории» в 37 книгах. В систему животных Аристотеля Плиний не внес никаких изменений.

СИСТЕМА ЖИВОТНОГО МИРА

Систематика как отрасль биологии. Характерная особенность человеческого ума — стремление познавать окружающий мир во всем его многообразии, потребность систематизировать, группировать явления по их сходству или различию в соподчиненные категории. Если бы множество фактов не собиралось в классифицированную систему, невозможно было бы ни запомнить их, ни тем более осмыслить. Даже самый изощренный мозг систематика не может запомнить более нескольких тысяч названий. Однако все однородные биологические явления природы обладают в силу большего или меньшего родства большим или меньшим сходством. Градации сходства или различия находят выражение в групповых объединениях, также связанных единством происхождения. Например, среди шмелей мы различаем много видов: лесной, луговой, садовый, каменный и т. д. Все они различаются видовыми признаками, но объединяются родовыми — все они *шмели* и составляют род Bombus и подсемейство шмелиных (Bombinae).

В семействе пчелиных есть другие подсемейства (Bombinae, Andreninae и др.), объединяемые в группу Mellifera отряда *перепончатокрылых* (Hymenoptera) — один из 33 отрядов класса *насекомых*, а этот последний отличается группой признаков, выделяющих его среди типа *членистоногих* (Arthropoda). Таким образом, любое животное имеет видовое название и относится к определенным роду, семейству, отряду, классу и типу животных, а этот тип в свою очередь вместе с другими типами составляет царство животных, отличное по ряду признаков от царства растений и грибов.

Для живых организмов, в отличие от неживой природы, характерна способность к питанию, обмену, росту, движению, ощущению, размножению и эволюционным изменениям.

Вероятно, нет ни одной области науки, техники и искусства, в которой не использовалась бы в большей или меньшей степени классификация. В определенном аспекте она отражает все достижения в данной области человеческого знания и в значительной степени выражает высоту достигнутого ею уровня.

Для биологии, если учесть, что на Земле существует не менее 1,5 млн. видов животных и 0,5 млн. видов растений, систематика приобрела особое значение и выросла наряду с морфологией, палеонтологией и физиологией в самостоятельный раздел биологии. Значение ее чрезвычайно велико, и без дальнейшего ее развития и внедрения во все разделы биологии невозможно и ее полноценное развитие. Систематика нужна прежде всего потому, что она сводит в систему все многообразие живого и дает возможность легко находить в этой системе место для нового факта. Систематика наиболее точно характеризует объект экспериментальных и практических исследований, без чего само исследование теряет значительную долю смысла, а часто и весь смысл, так как биологические свойства, которыми обладает определенный вид, могут быть не свойственны другому, даже очень близкому виду.

Система дает яркую картину филогенетического развития животного мира, отражая родственные связи между отдельными группами и предоставляя возможность решать одну из наиболее важных в теоретическом и практическом отношении проблем биологии — проблему возникновения новых видов, а также и других систематических категорий. Какой бы биологический вопрос мы ни взяли, нам прежде всего необходима точная классификационная характеристика избранных объектов и общие представления о происхождении и развитии той группы, к которой они относятся.

Искусственная и естественная системы. Систематику справедливо называют математикой биологии. Следует при этом отметить, что отдельным одноименным систематическим группам может быть свойственно различное современное видовое разнообразие. Так, в класс *насекомых* включают около 1 000 000 известных науке видов, в класс *брюхоногих моллюсков* — около 90 тыс. видов, в большинство классов включают по нескольку тысяч или сот живущих ныне видов, а в классы *наутилоидей* и *мечехвостов* — только по 4—5 видов, в класс *однокрышечковых моллюсков* (Monoplacophora) около 10 видов, а к классу *кистеперых рыб* относят только одну *латимерию*. Вероятно, все классы с очень малым числом видов — это вымирающие группы, уходящие с арены жизни. Действительно, многие из них в прежние геологические периоды были представлены многими десятками, сотнями, а иногда и тысячами видов. Поэтому особенный интерес вызывает их систематическая обособленность от других ныне живущих групп.

Давно уже в биологии трактуются понятия — искусственная и естественная системы. Большинство биологов считают, что естественная система должна основываться на родственных связях, т. е. иметь генеалогическую основу, и поэтому естественная система может быть только одна. Ч. Дарвин (1809—1882) выразил эту идею словами: «Всякая истинная классификация есть генеалогическая». Искусственная система строится по немногим признакам, не базируется на родственных связях, и поэтому искусственных систем может быть сколько угодно.

Начало построения современной научной системы животных мы находим в трудах шведского натуралиста К. Линнея, и главным образом в сочинении «Systema naturae» (первое издание вышло в 1735 г.). Первой заслугой его явилась фор-

мулировка понятия вида. По К. Линнею, вид — это совокупность организмов, сходных между собой, как сходны дети одних родителей, и способных давать плодовитое потомство.

Таким образом, если плодовитого потомства не получается, значит, родители относятся к разным видам. Обычно при скрещивании разных видов потомства не получается. Иногда потомство бывает, но оно не способно к дальнейшему размножению, как, например, мулы (мать — лошадь, отец — осел) и лошаки (мать — осел, отец — лошадь).

Второе чрезвычайно важное положение Линнея заключалось в создании иерархической системы соподчиненных категорий, которых у Линнея было четыре: *вид*, *род*, *отряд* и *класс*. Иерархический характер системы Линнея заключался в том, что каждая категория включает несколько категорий низшего порядка: класс — отрядов, отряд — родов, род — видов.

Линней предложил каждый вид именовать двумя словами, первое из которых означает название рода, второе — собственно видовое. Например, зайца-беляка он назвал Lepus timidus. Слово Lepus (заяц) означает название рода. Второе слово в названии собственно видовое: timidus означает «трусливый». Позднее П. Паллас (1741—1811) описал другой вид — зайца-русака и назвал его Lepus europaeus (заяц европейский). По этим названиям видно, что речь идет о двух разных видах, но относящихся к одному роду (с одинаковым родовым названием). Обозначение вида двумя латинскими словами называют бинарной (двухсловной) номенклатурой. За каждым видом закрепляется одно латинское название (из двух слов), которое применяется в любой стране, независимо от местных (национальных) названий.

Накопилось бесконечное множество случаев, когда один и тот же вид оказался описанным разными авторами, в разное время и под разными названиями. При обнаружении таких случаев за видом закрепляют название, которое было дано раньше. Кроме того, принято к названию добавлять имя ученого, давшего это название, обычно в сокращенном виде. Так, лев обозначается Felis leo L. Это значит, что название дал Линней.

В дальнейшем система животных усложнилась. Ж. Кювье (1769—1832) ввел еще понятие *типа* как высшей систематической категории, позднее была добавлена еще одна категория между отрядом и родом — *семейство*. Таким образом, возникло шесть основных категорий: *тип*, *класс*, *отряд*, *семейство*, *род* и *вид*. Однако этого оказалось недостаточно, и стали возникать промежуточные категории с приставками *над-* и *под-*, и, таким образом, добавилось еще около 10 категорий — *подцарство*, *надцарство*, *подтип*, *надкласс*, *подкласс*, *надсемейство* и т. д. Но и этого оказалось недостаточно, и появились еще категории *раздел*, *надраздел*, *триба* и т. д.

Вместе с развитием систематики животных возрастало количество научно описанных видов. Аристотель дал описание 454 видов, у Линнея их уже 4208, у И. Гмелина (1709—1755) — 18 338. Наибольшее количество описаний новых видов приходится на XIX в. К началу века было описано около 50 тыс. видов, а к концу — около 400 тыс. В настоящее время известно свыше 1 млн. видов.

В эпоху Возрождения, со второй половины XVI в. и в течение последующих трех столетий неуклонно идет накопление зоологических знаний. Если в начале этого периода в обширных зоологических сочинениях замечательные по своей точности описания были перемешаны со сведениями и описаниями совершенно фантастическими, то уже в XVII в. появляются обстоятельные зоологические сочинения, удивляющие своей детальностью и научностью.

В XVII в. появились замечательные сочинения итальянца М. Мальпиги (1628—1694), главным образом по насекомым, голландца Яна Сваммердама (1637—1680) по моллюскам и насекомым и ряд других. В это же время были введены в работу оптические системы, и А. Левенгук (1652—1723) открыл мир микроскопических существ. В конце XVII в. (1693) появилось замечательное сочинение английского биолога Дж. Рея (1628—1705) «Synopsis methodica animalium» и целая серия блестящих анатомических сочинений второй половины XVII в. XVIII в. ознаменовался выходом в свет (1735) основного сочинения К. Линнея («Systema naturae»).

Однако представления о системе животных оставались в основном на уровне аристотелевских. Только начало XIX в. принесло новую систему животных и эволюционное учение с определенными представлениями в области филогении животных.

Основоположниками нового этапа в развитии зоологии были два гениальных французских биолога: противник эволюционных представлений Ж. Кювье и основоположник эволюционного учения Ж. Ламарк (1744—1829), причем наибольшее значение для дальнейшего развития зоологии имели сочинения Ламарка «Système des animaux sans vertèbres» (1801) и «Philosophie zoologique» (1809) и вышедшее несколько позднее сочинение Кювье «Le régne animal, distribué d'apres son organisation» (1817). Заслуга Ламарка прежде всего в том, что он разделил всех животных на беспозвоночных и позвоночных. Он выделил три основные группы червей — плоских, круглых и кольчатых. В то же время в системе Ламарка имеется группа радиальных (Radiata), в которую включены и иглокожие, и кишечнополостные, и оболочниковые, и еще некоторые другие группы.

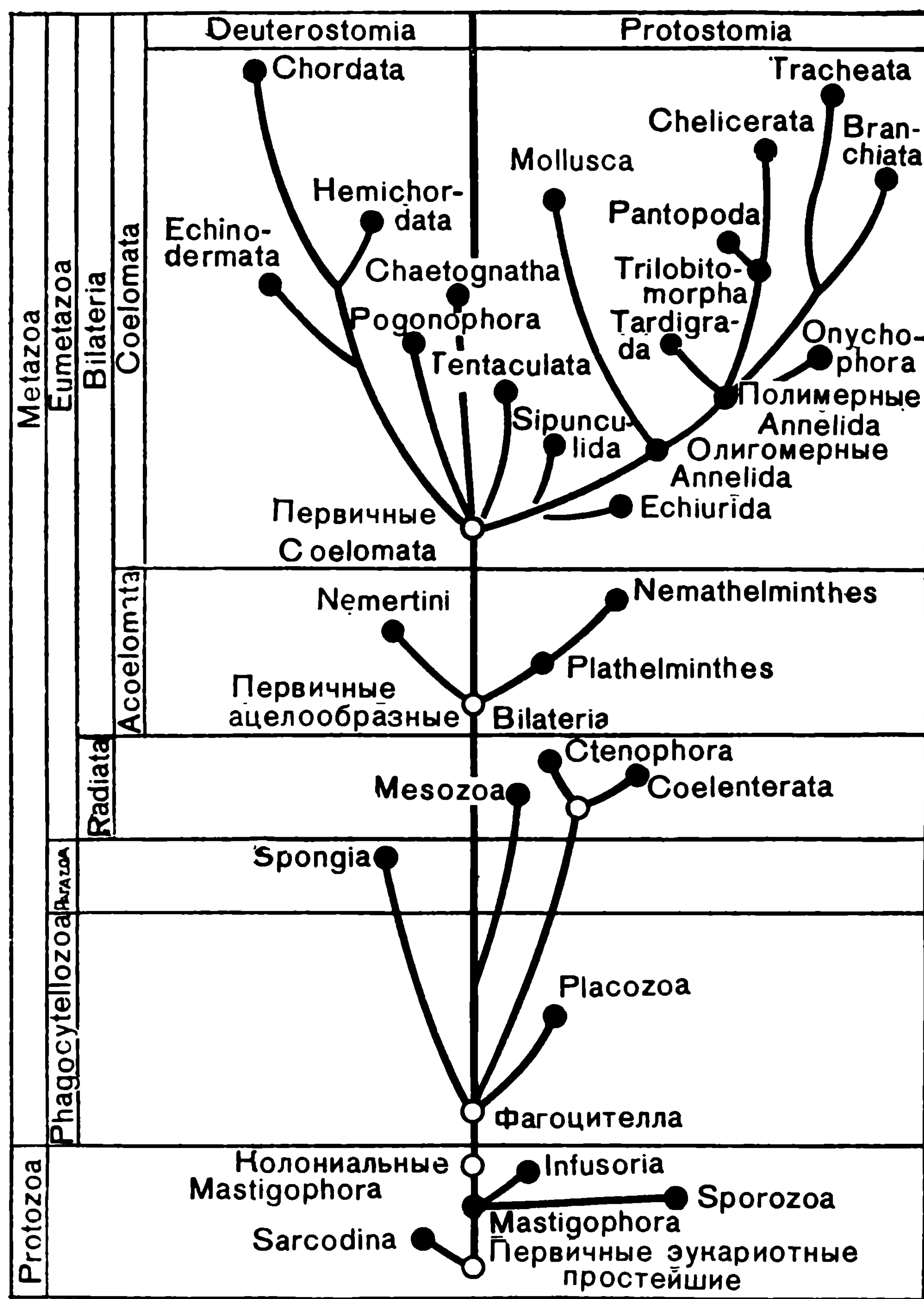


Рис. 1. Основные подразделения животного мира и их вероятные филогенетические (эволюционные) отношения: белыми кружочками обозначены гипотетические формы, черными — реально существующие.

Это по существу та же искусственная группа — Zoophyta, только под другим названием.

Ж. Кювье разделил животных на четыре типа, которые он назвал «ветвями» (сам термин «тип» был введен Блэнвилем в 1825 г.). Это — позвоночные, моллюски, членистые и радиаты (или зоофиты). Несмотря на выход замечательных сочинений Ж. Ламарка и Ж. Кювье, заложивших основу современной зоологической систематики, еще многие годы процветали различные натурфилософские системы.

В современной системе животного мира еще много спорных вопросов, по многим из которых ведутся оживленные дискуссии. В настоящем издании «Жизни животных» мы принимаем систему животных, основы которой представлены на схеме (рис. 1). Мы вводим пять категорий выше типа. Приведенная схема требует пояснений.

В животном царстве различаем два подцарства: *одноклеточные*, или *простейшие* (Protozoa), и *многоклеточные* (Metazoa). Первое из них характеризуется тем, что организмы, сюда относящиеся, состоят из одной клетки (или колонии клеток), каждая из которых самостоятельный организм. Таким образом, к простейшим относят организмы на клеточном уровне организации.

Подцарство многоклеточных разделяется на три отдельные группы, которые можно назвать надразделами. Первый из них — небольшая группа организмов, живущих в море, по организации напоминающая гипотетическую форму организмов, которую И. И. Мечников (1845—1916) назвал *паренхимеллой* и рассматривал как переходную от простейших к многоклеточным. Она не имеет ни органов, ни тканей и состоит из наружного эпителия и лежащих под ним паренхиматозных рыхлых клеток. Детальное описание организации этой формы (род Trichoplax) проведено недавно. Своеобразие и примитивность строения трихоплакса требуют выделение его в ранг очень высокий — самостоятельный надраздел.

Примитивно организованная группа Mesozoa, которую ранее ученые рассматривали как переходную от Protozoa к Metazoa, таковой не является. Это исключительно паразитические, глубоко специализированные виды, и возможно, что их простота организации — результат регрессивной эволюции под влиянием паразитизма. Происхождение их остается неясным, и мы условно рассматриваем их в системе на уровне животных с двуслойной организацией.

Второй надраздел среди многоклеточных — Parazoa образуют *губки*. Это животные, лишенные настоящих органов и тканей. Отдельные их особи слабо очерчены, и в большинстве случаев не ясно, имеем ли мы дело с отдельным организмом или с колонией.

Третий надраздел — это «настоящие» многоклеточные — Eumetazoa, обладающие органами и тканями. Eumetazoa включает бо́льшую часть существующих в настоящее время животных. Среди Eumetazoa выделяют два раздела: Radiata (радиальные) и Bilateria (двусторонне-симметричные животные). Радиальные являются вместе с тем двуслойными. В построении их тела принимают участие два слоя эмбриональных клеток — эктодерма и энтодерма. Bilateria являются трехслойными — к эктодерме и энтодерме добавляется средний зародышевый листок — мезодерма. Bilateria, в свою очередь, распадаются на два подраздела: Acoelomata (Scolecida) и Coelomata. Различия между ними определяются наличием или отсутствием вторичной полости тела (целома), имеющей собственную эпителиальную выстилку, наличием сегментации и значительно более высокого уровня дифференцировки у целомат нервной системы и органов чувств.

Среди Bilateria существуют два основных пути эволюции: *первичноротые* (Protostomia) и *вторичноротые* (Deuterostomia), которые можно назвать надтипами. Различия между ними очень существенные. Они касаются характера сегментации, способа эмбрионального развития, форм образования целома, судьбы первичного рта (б л а с т о п о р а). Однако эти различия у некоторых групп животных выражены нечетко и как бы сочетаются друг с другом, как, например, в типе *щупальцевых* (Tentaculata), куда относятся *мшанки* и *плеченогие*. Это дает основание полагать, что наряду с двумя основными путями эволюции — Protostomia и Deuterostomia — существовали и другие, не получившие значительного развития.

В современной системе общее число типов намного больше того, которое в свое время указывал Ж. Кювье. Число это трудно назвать, потому что ученые по-разному понимают систематический ранг различных подразделений системы. Во всяком случае, число типов животных не менее 30, а число классов около 100.

Среди классов животных около 15 являются чисто паразитическими. Это значит, что средой обитания для них служат другие живые организмы. Следует отметить, что почти все паразитические животные организмы относятся к первичноротым, среди вторичноротых паразитов нет.

К жизни на суше и в воздушной среде приспособились и дали большой размах эволюции представители лишь немногих, к тому же высших классов животного царства как из первичноротых, так и из вторичноротых. Главная часть обитателей суши относится к типу *членистоногих* (в особенности из класса *насекомых*) и подтипу *позвоночных* в типе *хордовых*. Очевидно, для выхода на сушу из водной стихии нужны особые черты организации, делающие этот переход возможным. Можно думать, что особую роль при этом играют особенности покровов, препятствующие подсыханию. У членистоногих это образование к у т и к у л ы, у позвоночных — кожных ч е ш у й.

Хотя число систематических единиц (таксонов), перешедших из водной стихии на сушу, относительно невелико, но число видов, живущих на суше, значительно превосходит таковое в морских и пресных водах. Это видовое разнообразие обеспечивается в основном насекомыми, число видов которых превосходит, по-видимому, 1 млн.

Ответить на вопрос о том, сколько видов животных обитает в настоящее время на планете Земля, затруднительно. Описано около 1,5 млн. видов. На самом же деле их, вероятно, значительно больше, ибо видовой состав многих групп известен недостаточно (например, некоторых простейших, нематод и др.).

ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ ЖИВОТНОГО МИРА

Филогенетическое развитие животных. Как мы уже указывали, система живых существ неразрывно связана с их филогенией. Это две стороны одного и того же явления: с и с т е м а — это статическое состояние современного животного мира, ф и л о г е н и я — становление современных таксономических подразделений, на основе чего устанавливают их родственные связи. Естественная система без филогении, так же как и филогения без естественной системы, теряет свой реальный смысл.

В схеме филогенетического развития животных (рис. 1) отражены современные представления. Многие части этой схемы общепризнанны и не вызывают сомнений. К ним можно отнести возникновение *губок* и *кишечнополостных* от *одноклеточных животных*, возникновение *низших червей (турбеллярий)* от *кишечнополостных* и *немертин* от *низших червей (турбеллярий)*. Несомненно возникновение *членистоногих* от *кольчатых червей (морских кольчецов — полихет)*.

Также общепризнанно близкое родство групп, относящихся к вторичноротым. В остальном филогенетические связи более или менее спорны. Прежде всего вызывает сомнение генезис губок.

Развитие эмбриологии, сравнительной анатомии, экспериментальной генетики и сравнительной биохимии будет способствовать построению достаточно достоверной филогенетической схемы. Много очень важных данных для построения филогении дает также и палеонтология. Так, отпечатки трилобитов и их четырехсегментных личинок дали возможность сблизить их с классом *хелицерат* и приблизить к ним представителей класса *мечехвостов* (Xiphosura), имеющих трилобитообразную четырехсегментную личинку. Самые древние иглокожие *карпоидеи* (Carpoidea) были уже сидячими организмами (вели прикрепленный образ жизни), но сохраняли еще двустороннюю симметрию. Это одно из доказательств, что предками современных *иглокожих* были двустороннесимметричные организмы. Генетические взаимоотношения внутри типа *моллюсков*, особенно головоногих, смогли быть разъяснены благодаря богатейшим ископаемым остаткам вымерших групп. Но, конечно, наиболее замечательные факты дает палеонтология для суждения о генеалогии современных групп позвоночных (группа кистеперых рыб). Это касается в равной степени и вопроса о возникновении наземных позвоночных, происхождении рептилий, птиц и млекопитающих.

В филогенетических построениях очень большое значение имеет принцип эволюционного развития, который лежит в их основе (принцип монофилии или полифилии). Большинство зоологов

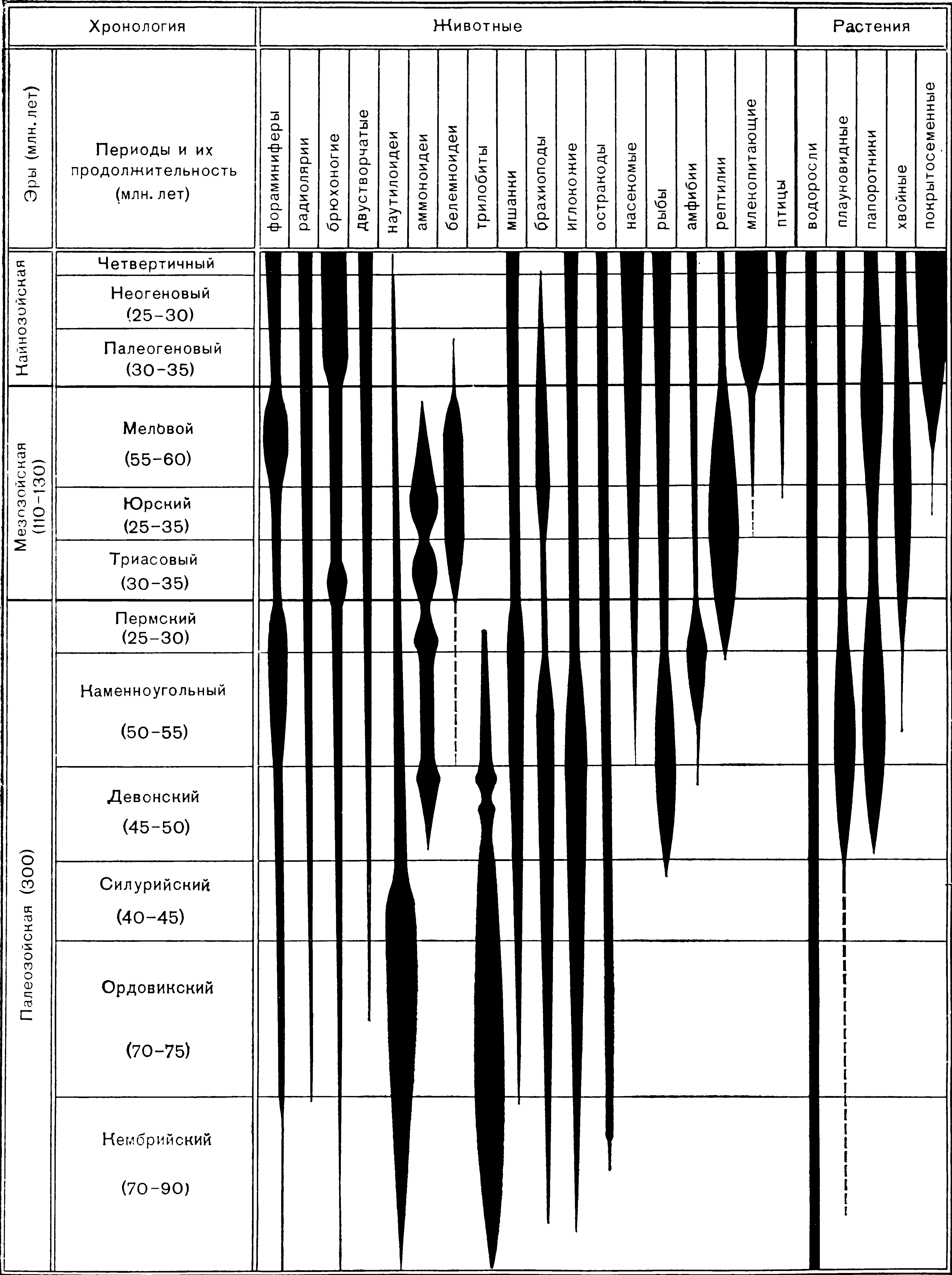


Рис. 2. Схема филогенетического развития животных по эрам и периодам истории Земли.

придерживаются дарвиновского принципа монофилии, однако имеются и сторонники полифилии.

Принцип монофилии требует единого корня происхождения как для всего животного мира, так и для каждой систематической группы.

Полифилитическая концепция, наоборот, допускает возможность возникновения отдельных систематических групп животных, как и всего животного мира, из нескольких корней путем конвергентного схождения. Эта концепция находит свое применение в палеонтологии.

Вся история современной системы животных — это стремление к естественной системе и утверждение принципа монофилии.

Принятая в настоящем издании филогения животных построена по монофилитическому принципу.

Геологическая история животного мира. Геология дает возможность расположить в хронологическом порядке время появления, наибольшего развития и вымирания многих групп животных, остатки которых сохраняются в ископаемом виде (рис. 2). Прежде чем рассмотреть эту схему, следует сделать некоторые замечания.

Более или менее достоверная пелеонтологическая летопись застает животный мир не на первых этапах его развития, а в довольно зрелом состоянии. Период с кембрия до наших дней — это, возможно, только одна десятая всего времени развития на Земле животных. При этом следует иметь в виду, что было бы ошибочно переносить представления о скорости развития наземной фауны на все животное царство, а именно на гораздо более богатое типами и классами животное население морей и океанов, иначе говоря, галосферы (от греч. «соленый»). Темп филогенетического развития подтипов наземных членистоногих — трахеат и хелицерат (классы *многоножек*, *насекомых* и *паукообразных*) — и подтипа наземных позвоночных (большинства *амфибий*, *рептилий*, *птиц* и *млекопитающих*), а также некоторых других небольших групп почвенных и пресноводных беспозвоночных (*саркодовых*, *жгутиковых*, *инфузорий*, *турбеллярий*, *коловраток*, *олигохет*, *моллюсков*, *ракообразных* и некоторых других) в истории развития животного мира занимает особое место и представляет собой бурный процесс заселения не заселенной до того наземной и пресноводной среды выходцами из океана. Если мы перенесем темпы развития с наземной фауны на морскую, то получим значительное несоответствие. Совсем другими темпами характеризуется развитие морских животных.

Пока суша не была заселена растительностью, на ней было невозможно и развитие жизни животных. Только в силурийское время у морских побережий стали возникать предковые для наземной растительности формы (псилофитовая флора) и быстрым темпом стала развиваться наземная растительность. Что же касается морей и океанов, то в них хлорофилл констатирован в отложениях, отстоящих от нас на 3,5 млрд. лет. В силурийское время у морских побережий и в сильно опресненных прибрежных водах уже подготовлялись «десантные части» для захвата воздушной среды и пресных вод суши; это были членистоногие, некоторые группы червей и позвоночные. Морфофизиологические особенности ряда групп морской фауны и огромное пространство расположенной рядом суши, предоставившей к тому времени первичные (растительные) пищевые ресурсы, создали условия для бурно развернувшегося и протекавшего быстрыми темпами процесса видообразования, на первых этапах лишенного острой конкуренции. В этом процессе ярче всего сказалась свойственная живым организмам характерная способность расширять свой жизненный ареал и захватывать новые среды обитания в пределах возможного для их морфологических и физиологических структур.

Что касается морской фауны, то можно с полной уверенностью констатировать, что из нижнего кембрия уже известны многочисленные представители современной морской фауны. В этой истории мы совсем не знаем каких-либо катастрофических смен фауны, о которых часто, со времен Ж. Кювье, говорят специалисты по геологической истории наземных рептилий и позвоночных.

Эволюция морской фауны протекала за палеонтологическое время (с начала палеозоя) очень медленно и спокойно. Сколь относительно медленны темпы эволюции морской фауны, можно видеть на следующих примерах.

Близкий к замечательному моллюску Neopilina ископаемый род Tryblidium существовал в кембрии 400—500 млн. лет тому назад, головоногие моллюски наутилиды известны с юры (свыше 100 млн. лет) и дожили до нашего времени, род Limulus (мечехвост) известен с верхней перми (около 200 млн. лет), плеченогие Lingula и Crania известны с девона (250—300 млн. лет). *Кистеперые рыбы*, к которым относится замечательная *латимерия*, впервые пойманная в живом виде у южных берегов Африки, а затем у Коморских островов, также имеют возраст 250—300 млн. лет. Такие обычные ныне роды двустворчатых моллюсков, как Nucula, Leda, Modiolus, Ostrea, Lima, Avicula и др., существуют с кембрия, т. е. 400—500 млн. лет. Дж. Симпсон (1902—1984) в своей известной книге «Темпы и формы эволюции» (1944) определяет длительность существования некоторых родов двустворчатых моллюсков не менее как в 275 млн. лет, а некоторых — более 400 млн. лет. Средний геологический возраст для родов двустворчатых моллюсков он определяет в 80 млн. лет. Наряду с этим можно упомянуть, что пресноводное ракообразное *щи-*

тень (Apus cancriformis) существует с триаса, т. е. свыше 150 млн. лет, с теми же родовыми признаками.

Таким образом, можно считать несомненным положение, что с кембрия по наше время морская фауна не претерпела (по сравнению с наземной) каких-либо очень крупных принципиально важных изменений. Во всяком случае, все типы и большинство классов морских животных уже существовали. Если представить себе длительность всего исторического развития современной морской фауны, то период с начала кембрия до наших дней должен рассматриваться только как последний короткий этап. Если при этом допустить, что темп эволюции в докембрийское время не мог существенно отличаться по характеру и длительности от послекембрийского, то необходимое время для предшествующей кембрию эволюции морской фауны должно было во много раз превышать послекембрийское.

В настоящее время исследованиями преимущественно советских палеонтологов установлено, что в докембрийское время в океане в течение более чем 100 млн. лет существовала и развивалась богатая фауна беспозвоночных, относящихся к различным типам животного мира. Это так называемая в е н д с к а я фауна[1]. Ее характерной чертой было отсутствие у животных твердых скелетных образований. Поэтому о характере этой фауны мы можем судить лишь по относительно немногим сохранившимся в ископаемом состоянии отпечаткам. В состав вендской фауны входили многочисленные медузоподобные организмы, примитивные членистые организмы, напоминавшие кольчатых червей и трилобитов. Характерная черта многих представителей вендской фауны — гигантизм. Медузоподобные организмы имели диаметр зонтика свыше 0,5 м, червеобразные членистые организмы — до 1 м длины и более. Но наряду с такими гигантами в состав венда входили и более мелкие формы. На границе между вендом и кембрием появились обладающие скелетом животные (кораллы, моллюски, трилобиты и т. п.), относящиеся почти ко всем ныне известным типам животного мира (кроме позвоночных). Таким образом, богатая кембрийская фауна возникает не на «пустом месте», а имеет длительную предысторию, в течение которой, вероятно, складывались современные крупные таксоны животного мира.

Геологическая история животных вскрывает еще одно явление исключительного интереса — это процесс вымирания.

Можно сказать, что почти в наше время (в конце XVII в.) вымерла птица *дронт* (или *додо*) на Маврикиевых островах, а у нас на Дальнем Востоке — морское млекопитающее *стеллерова* (*морская*) *корова* (во второй половине XVIII в.).

В настоящее время почти полностью могли бы быть уничтожены такие ценные животные, как *морские котики*, *калан (морская выдра)* и другие, если бы человек не взял их под охрану. Исчезли дикие лошади, коровы и т. д. Все эти случаи — результат встречи с человеком, его промыслом или бытом.

Но геология знает другие более интересные примеры вымирания, в которых человек не играл никакой роли: *трилобиты*, *аммониты*, *наутилоидеи*, *белемниты*, некоторые классы *иглокожих*, *панцирные земноводные (стегоцефалы)*, *птеродактили* и др. Все это уже вымирание не отдельных видов, а целых больших групп и очень важных элементов фауны, в состав которых входили сотни, а иногда и многие тысячи видов. В современной фауне имеются резко обособленные систематически и морфологически группы, представленные несколькими видами, являющимися осколками древних богатых видами групп. Упомянутая выше Neopilina, представленная ныне 8—10 видами в глубинах восточной части Тихого океана,— это, вероятно, последний осколок, может быть, многочисленного в палеозое и в допалеозойское время класса *однокрышечковых моллюсков* (Monoplacophora). Целый класс Priapuloidea представлен в настоящее время всего пятью видами, но его остатки обнаружены в палеозойских отложениях. Вероятно, это была в прошлом обильная видами группа животных, но отсутствие скелетных частей стерло из прошлого их остатки.

Удивительный существующий ныне осколок древних гигантострак (из хелицеровых членистоногих) — *мечехвосты* (Limulus) существуют в количестве пяти видов, так же как остаток весьма многочисленной группы Nautiloidea из головоногих моллюсков, существующий ныне в числе четырех видов рода Nautilus. Подобных примеров можно было бы привести немало, и в каждом случае можно высказать подозрение: не вымирающие ли это организмы? Тем более удивительно, что немногочисленные остаточные виды богатых видами вымерших групп часто производят впечатление благоденствующих ныне форм, как, например, Nautilus, Lumulus, Priapulus.

Массовое вымирание обширной группы *рептилий — динозавров*, из которых отдельные обладали гигантскими размерами, произошло в самом конце мезозойской эры, на границе с кайнозоем. Причины массового вымирания динозавров до сих пор остаются нерешенной загадкой.

Как объяснить причины их вымирания? Прежде всего, конечно, конкуренцией с другими, более молодыми и биологически более сильными группами. Для *трилобитов* это могли быть *ракообразные*, для *головоногих моллюсков — рыбы* и

[1] *Вендский период*, или *венд*, получил название по имени древнего славянского племени, жившего к югу от Балтийского моря. В области обитания древних вендов найдены остатки богатой докембрийской фауны.

киты, для *птеродактилей* — *птицы* и т. п. Однако только конкуренцией не объяснить всего явления вымирания.

Помимо конкуренции между видами и отдельными особями, вымирание диких животных объясняется резкой сменой природных условий и невозможностью для этих животных быстро приспособиться к новым условиям среды. Мамонт вымер, вероятно, одновременно с исчезновением оледенения в северных областях Сибири и Америки и в значительной степени под воздействием человека. Возможно, что основная причина вымирания животных часто кроется в сочетании этих двух факторов.

Геологическое прошлое Земли и геологическая хронология как бы подразделяются на две части — докембрийский период и от кембрия до наших дней. Как хронология, так и животные послекембрийского периода изучены значительно лучше, чем докембрийского.

На прилагаемой схеме дана геологическая история различных групп животных, известных по ископаемым остаткам, которая сопоставлена с историей некоторых групп растений, начиная с кембрийского периода (рис. 2). Как видно, весь этот период укладывается всего в 500—600 млн. лет. Точность знаний об отдельных эпохах этого периода и его хронологии тем меньше, чем дальше в глубь веков уходит его история. Докембрийское время, которое еще недавно исчислялось учеными сотнями миллионов или в крайнем случае 1 млрд. лет, в настоящее время все более растягивается. Крупнейший специалист по докембрию академик А. А. Полканов дает следующую хронологическую схему для докембрия Северной Европы.

Периоды и эпохи		Абсолютный возраст в млн. лет
Протерозой	Верхний	1670—1715
	Средний	1880—1750
	Нижний	
Архей	Верхний	2140—1900
	Нижний	2700—2200
Катархей		3590—2710

Очевидно, это тот период в истории Земли, когда земная кора уже была по температурному режиму доступна для развития жизни. Академик А. П. Виноградов тоже считает, что температурные условия на поверхности Земли приближались к современным в течение 2—3 млрд. лет, а возраст земной коры он определяет в 5 млрд. лет. Академик О. Ю. Шмидт допускал время существования твердой оболочки Земли в 7 млрд. лет.

Когда и как появилась жизнь на нашей планете, остается неясным, но, в частности, можно допустить, что возникновение фотосинтетической деятельности растительных организмов на Земле надо относить к периоду, отдаленному от нас на 3—4 млрд. лет.

НЕКОТОРЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

Эволюционное развитие живых существ следует рассматривать как целостный процесс развития живого населения биосферы от начальных, примитивных форм до современных, наиболее совершенных. Это относится в равной мере к морфологическим и биохимическим структурам и к физиологическим процессам.

Остановимся на кратком рассмотрении некоторых сторон эволюционного процесса животных организмов.

Наиболее характерная особенность процесса постепенного овладения живыми существами жизненным пространством — это переход от менее совершенных форм к более совершенным, от менее сложных к более сложным, от менее дифференцированных к более дифференцированным, от менее специализированных к более специализированным, при этом от более разнообразных к менее разнообразным, но более усложненным и специализированным в соответствии с дарвиновским принципом дивергентной эволюции. В отдельных случаях, однако, при изменении биологии организма и его организации, при смене среды обитания можно наблюдать на отдельных системах органов регрессивные изменения, приводящие к значительной редукции, а иногда и к полному исчезновению тех или иных особенностей организации. Параллельно с такими процессами наблюдается обычно сильное развитие или появление других систем органов, которые и сопутствуют указанной редукции. Прежде всего эти процессы сопутствовали выходу из водной среды в воздушную, переходу к существованию в глубинах океана, в пещерах, переходу к паразитическому существованию, изменениям в характере питания и т. д.

В эволюции животных изменения сходного типа имеют место при увеличении размеров тела, при повышении уровня организации в эволюционном процессе. Так, *нематоды* и *членистоногие* утеряли ресничный эпителий в связи с кутикуляризацией покровов, а выход многих животных в воздушную среду привел к редукции дыхательного аппарата, свойственного водным организмам (жабры).

При переходе животных к малоподвижному или неподвижному образу жизни и к паразитизму происходят значительные изменения в отдельных органах и целых системах, причем эти изменения могут идти в диаметрально противополож-

ных направлениях: у свободноживущих организмов переход к неподвижному существованию сопровождается сильным развитием механических или химических защитных образований (скелеты губок, кишечнополостных и мшанок, раковины моллюсков и плеченогих, домики усоногих ракообразных, стрекательный аппарат кишечнополостных, ядовитые или отталкивающие выделения кожных желез, слизь и т. д.). Но наряду с этим редукции подвергаются мускулатура, нервная система и органы чувств, изменяются способы питания и захвата добычи. У паразитов скелетные образования отсутствуют, но развиваются различные органы прикрепления к органам хозяина (присоски, крючки, хоботки). В обоих случаях имеет место сильнейшее увеличение плодовитости, ослабление роли особей мужского пола и часто развитие гермафродитизма (*усоногие ракообразные*). При паразитизме часто наблюдается полная редукция кишечника (*цестоды*, *колючеголовые*).

Весьма интересно, что часто изменения организации, сопутствующие смене среды обитания, даже у родственных форм происходят не однообразно, а иногда идут диаметрально противоположными путями. Например, у одних глубоководных рыб наблюдается темная, почти черная окраска, а другие становятся бесцветными и иногда прозрачными. У одних глубоководных рыб наблюдаются гипертрофированные, иногда стебельчатые глаза, а у других — полная редукция органов зрения. При выходе из водной среды в воздушную у большинства животных выработались рычажные органы движения — ноги (*членистоногие*, *позвоночные*), однако *многоножки* и *змеи* имеют длинное тело и передвигаются изгибанием тела, что чаще свойственно водным организмам.

Возвращаясь к общей тенденции эволюционного процесса — переходу от менее сложных, но более разнообразных структур к немногим (иногда всего лишь одной), но высоко и многообразно специализированным, остановимся на ряде примеров. Хорошим примером может быть эволюция форм движения. Простейшие обладают весьма разнообразными формами движения. *Саркодовые* (особенно *корненожки*) имеют псевдоподиальное движение, которое осуществляется по гидравлическому принципу — эндоплазма устремляется в тот или иной участок периферии и «натягивает» в более плотной и упругой эктоплазме вырост — псевдоподию.

Движение *жгутиконосцев* обеспечивается винтообразным биением жгутиков, а инфузорий — многочисленными ресничками. В противоположность жгутикам реснички бьют в одной плоскости, но сами они служат помимо плавания разным целям: окружающие ротовое отверстие реснички создают сложный ток воды, загоняющий пищевые частицы в глотку. Реснички могут слипаться в «кисточки» — цирры и на брюшной стороне брюхоресничных инфузорий имитируют конечности. На этих циррах инфузории могут быстро «бегать» по субстрату. Соединяясь в продольные ряды, реснички превращаются в мембраны, способные к волнообразным колебаниям. У трипаносом вдоль всего тела идут также мембраны, по краю их проходит основание жгута, и мембрана все время находится в состоянии волновых колебаний. Простейшим свойственны также многообразные формы парения в воде при помощи радиально расходящихся скелетных игл или псевдоподий.

Ресничное движение свойственно также бесчисленным личинкам донных животных (*черви*, *моллюски*, *иглокожие* и др.) и самым мелким многоклеточным, сходным по размерам с простейшими (коловратки и некоторые *турбеллярии*).

Ресничное и жгутиковое движения имеют еще одну особенность — двигающиеся таким образом организмы при плавании совершают вращательное движение вокруг собственной оси (кроме турбеллярий) и, кроме того, двигаются не прямолинейно, а по винтовой линии. Таким способом осуществляется у этих микроскопических существ, имеющих плотность, близкую к воде, двойное двигательное вбуравливание в водную среду. Этот способ движения в воде весьма эффективен. Относительная скорость инфузорий (отношение скорости проходимого в 1 с пути к длине тела), перенесенная на размеры тела человека, составила бы скорость спринтера.

Таким образом, у простейших мы наблюдаем всевозможные способы движения, кроме полета. У *кишечнополостных* способностью к свободному движению обладают только *медузы*, *сифонофоры* и *ктенофоры*. Ктенофоры движутся при помощи ресничного эпителия, но движение их крайне медленное. Ресничное движение эффективно только при малых величинах тела, измеряемых долями миллиметра. С увеличением размеров тела ресничное и жгутиковое движения становятся неэффективными, так как объем тела возрастает гораздо быстрее (в кубе), чем его поверхность (в квадрате).

У кишечнополостных мускулатура была совершенно недостаточной для выработки новой формы движения. 95% кишечнополостных ведут неподвижное существование, защищаясь от врагов мощным скелетом и стрекательным аппаратом. Еще более ярко это сказалось на губках, совсем лишенных мускулатуры.

Движение медуз и сифонофор совершается реактивным способом — колокол медузы сжимается, выталкивает из-под себя воду, и медуза получает реактивный двигательный толчок верхней стороной колокола вперед. Для такого движения достаточно небольшой двигательной мускулатуры, которая составляет едва 1—2% от объема тела. Только у червей начинает накапливаться двигательная мускулатура в виде кожно-мускульного

мешка. У *немертин* и *высших червей* она достигает наибольшего развития.

У кишечнополостных между эктодермой и энтодермой уже создается мышечный слой (первоначально в очень примитивной форме) в виде слоев сократительных отростков эпителиально-мышечных клеток, образующих два взаимно перпендикулярных волокна — клетки эктодермы образуют систему продольных по оси тела волокон, а клетки энтодермы — кольцевых. Эта система волокон как бы имитирует кожно-мускульный мешок червей, но не осуществляет изгибательных движений, а осуществляет только сократительные — по основной оси тела. Кожно-мускульный мешок червей состоит из двух основных слоев мышц — кольцевого и продольного. Есть еще и другие мышцы: тело червей как бы набито мышцами, количество их достигает у некоторых червей 60—70% общего объема тела (немертины, пиявки). Огромное количество низших и высших червей передвигается изгибанием тела. Таким образом, внутри группы кишечнополостных вместе с выработкой двусторонне-симметричного плана строения сформировались мускульные формы животных, выработавшие изгибательный способ движения. Это были предки турбеллярий, использующие более мощную мускулатуру для изгибаний тела. Хотя изгибательное движение и доминирует у червей, но наряду с ним есть и некоторые другие формы движения.

Сходные процессы, которые привели к тому же изгибательному движению, имели место и в эволюции *вторичноротых*.

Масса низших хордовых и родственных им форм, ведших или малоподвижное, или неподвижное существование, дала начало рыбообразным с характерным для них изгибательным движением и мощной туловищной мускулатурой. В течение долгого периода эволюции позвоночных животных основной формой их передвижения было изгибательное.

В дальнейшем усложнение изгибательной формы движения наступило с выработкой посегментных складок — п а р а п о д и й, снабженных щетинками (х е т а м и). Это был добавочный орган движения, если можно так сказать, чреватый последствиями, так как в дальнейшем из них сформировались конечности членистоногих. Полимерное строение кольчецов соответственно дало формы с большим числом ног (*ракообразные*, *многоножки*).

С формированием рычажных конечностей, за немногими исключениями (многоножки и змеи), вся двигательная функция перешла на ножные придатки. Путь формирования конечностей у *позвоночных* был несколько иным по сравнению с таковым у *членистоногих*. У членистоногих конечности сформировались уже в водной среде (ракообразные), а у позвоночных — в процессе выхода в воздушную среду. Замечательно, что и у предков позвоночных плавники тоже сформировались из складок по бокам тела, но только в виде двух поясов — п л е ч е в о г о и т а з о в о г о — с двумя парами конечностей. Столь же интересно, что первоначально плавники у предков членистоногих и позвоночных играли роль не основных органов движения, а только подсобных, но важно, что в обоих случаях рычажные конечности, при всей их чрезвычайной функциональной усложненности (полет), — единственный аппарат движения. Многообразие форм движения сменилось одной формой, однако в крайней степени усложненной и дифференцированной.

Подобный же эволюционный путь прошло большинство систем органов и функций.

Рассмотрим некоторые вопросы становления симметрии в разных группах животных. Элементами симметрии являются точка (центр), линия (ось) и плоскость. Прекрасный пример радиально-лучевой симметрии дают *радиолярии* (рис. 3). Сходственные части тела расположены вокруг центра симметрии в радиальном направлении. Радиально-лучевая симметрия свойственна организмам, взвешенным в воде и имеющим со всех сторон одинаковую среду, в силу чего и реакция организма «одинакова во все стороны». Радиально-лучевая симметрия наилучшим образом соответствует биологии радиолярий. Радиально-лучевую симметрию мы находим также у колониальных *фитомонадовых* (*вольвокс*, *эвдорина*, *пандорина* и др.) и некоторых колоний многоклеточных, например у колониальной коловратки Conochilus.

Однако радиально-лучевая симметрия некоторых простейших не является самой примитивной формой строения тела. В равной мере планктонное существование также нельзя считать самой примитивной биологической формой. Самые просто организованные формы *саркодовых* (Amoebina) имеют асимметричное строение, и, видимо, оно соответствует примитивным формам организации и поведения (псевдоподиальная форма движения и питания). Кроме того, можно думать, что все пелагические формы существования являются вторичными производными от придонных. Асимметричное строение свойственно и *инфузориям*, и *жгутиковым*. В частности, радиолярии обладают необыкновенным богатством планов симметрии своего скелета — радиально-осевой, как гомополярной, так и гетерополярной, двусторонней, двубоковой, с обычным отклонением всех этих типов симметрии в асимметрию. Следует отметить, что в подавляющем числе случаев при этом разные формы симметрии относятся только к скелету, что же касается протоплазмы, то она, как правило, имеет асимметричное расположение включений (ядро, пульсирующие и пищеварительные вакуоли или иные включения).

Кишечнополостным, как сидячим, так и пелагическим (медузы), свойственна радиально-осевая симметрия, при которой сходственные части рас-

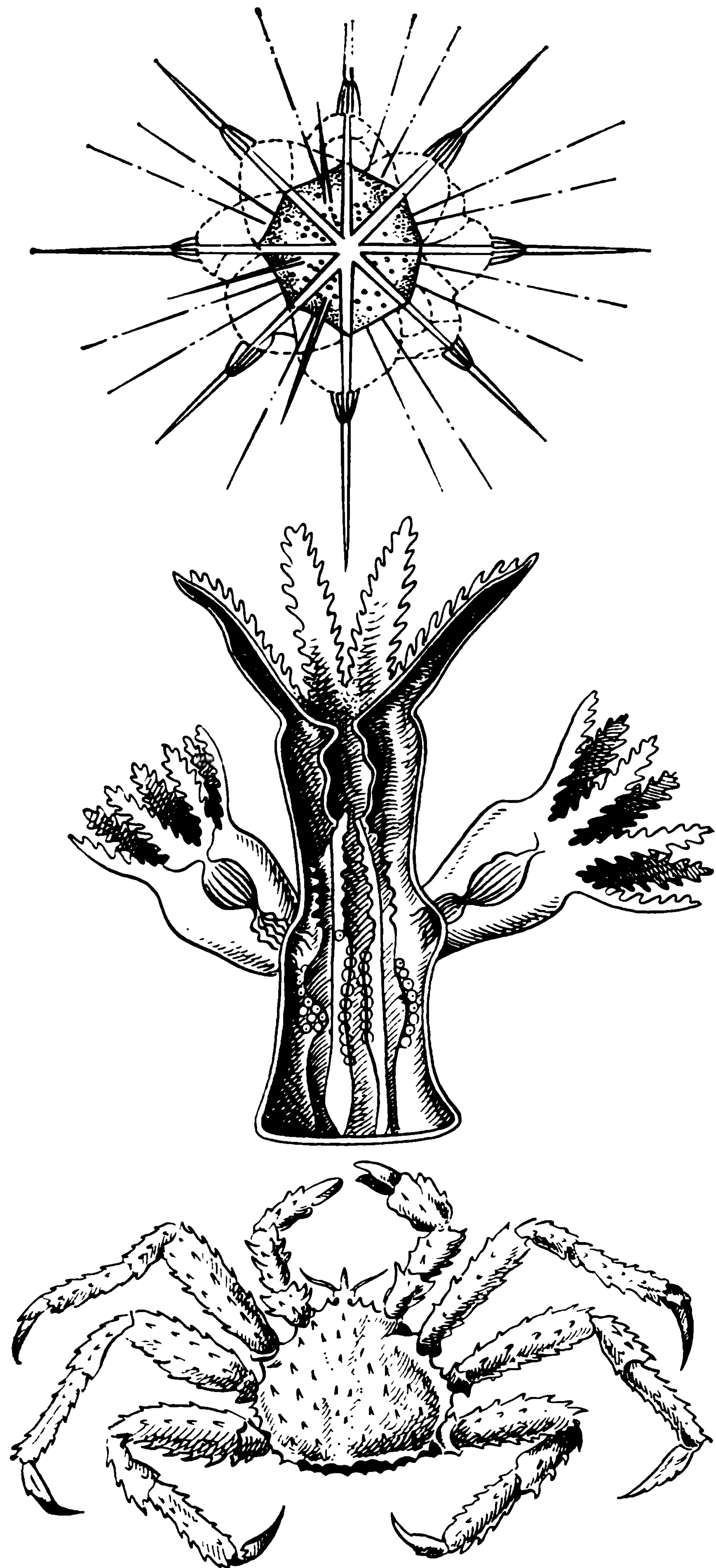


Рис. 3. Различные типы симметрии у животных: *сверху вниз* — радиально-лучевая; радиально-осевая; двусторонняя.

положены вокруг оси вращения, причем эта симметрия может быть самого различного порядка в зависимости от того, на какой угол следует повернуть тело животного, чтобы новое положение совпало с исходным. Таким образом, может получаться 4-, 6-, 8-лучевая симметрия и более, до симметрии порядка бесконечности. У радиолярий встречается радиально-осевая симметрия с одинаковыми полюсами, или, как говорят, гомополярная. У кишечнополостных — гетерополярная осевая симметрия: один полюс симметрии несет рот и щупальца (оральный), другой (аборальный) служит для прикрепления (стадия полипа), или у плавающих форм несет орган чувств (*ктенофоры*), или ничем не вооружен (*медузы*). У некоторых медуз на этой аборальной стороне образуется стебелек для прикрепления к подводным предметам (Lucernariida). Нарушение радиально-осевой симметрии возникает при уменьшении числа щупалец или изменении формы ротовой щели, пищевода и разветвлений пищеварительной системы. Количество щупалец может уменьшаться до одного (Monobrachium), и тогда их радиальное расположение сменяется двубоковым. Глотка может сплющиваться, и тогда тоже получается двубоковая симметрия, этому способствует и образование в глотке сифоноглифов (желобок вдоль глотки).

Наибольшее усложнение радиально-осевой симметрии наблюдается у ктенофор, где, помимо 8-лучевой симметрии, в расположении отдельных частей тела и органов наблюдается 4-лучевая и двубоковая симметрия. Это весьма существенный момент, так как большинство зоологов именно от ктенофорообразных предков выводит оба ствола высших животных, как первично-, так и вторичноротых.

Гетерополярная радиально-осевая симметрия вполне соответствует образу жизни кишечнополостных — неподвижному существованию в прикрепленном положении или медленному плаванию при помощи реактивного движения.

С другой стороны, от сложного типа радиально-осевой симметрии ктенофор можно перейти к двусторонней симметрии, или, как говорят, симметрии зеркального изображения, единственного плана симметрии трехслойных животных, симметрии быстрого движения, с выработкой переднего по движению конца тела, с центральным мозговым скоплением и основными органами чувств, спинной и брюшной, правой и левой сторонами тела. Однако живых или ископаемых свидетелей этого перехода мы не знаем. Здесь можно пользоваться только более или менее достоверными гипотезами.

В 1880 г. знаменитый эмбриолог А. О. Ковалевский (1840—1901) открыл своеобразный организм — ползающую ктенофору, названную им Coeloplana metschnikowi. Родовым названием Ковалевский хотел показать, что этот организм объединяет в себе признаки *целентерат* и *планарий*, т. е. *плоских червей*. В 1886 г. другой русский зоолог — А. Коротнев, работая на о. Яве, открыл другую подобную форму, которую назвал Ctenoplana kowalewskii, также указывая в названии объединение в этом организме особенностей ктенофоры и планарий.

В настоящее время в морях Юго-Восточной Азии описан целый ряд подобных форм, объединенных в группу Platyctenidae (плоских ктено-

фор), но изучение их показало, что не среди них надо искать предков плоских червей, что это просто ползающие ктенофоры без предковых черт организации плоских червей. Вопрос этот приходится решать иным путем. Возможны два варианта. По одному допущению, ктенофорообразные предки первоначально были ориентированы ротовым полюсом ко дну, а аборальным вверх. Затем они испытали расплющивание по основной оси тела и сближение орального полюса с аборальным. В дальнейшем аборальный орган чувств, зачаток мозгового скопления, должен был сместиться на тот участок сплюснутого тела, который стал передним по направлению движения. Таким образом выработались спинная и брюшная поверхности, а ротовое отверстие, как и у многих турбеллярий, осталось в средней части брюшной поверхности. Однако допущение такого пути формирования тела плоских червей должно уступить место другому. Гораздо вероятнее допустить, что ктенофорообразные предки червей ориентировались к дну боком, в таком случае у них сразу формировалась передняя по движению сторона тела, а ротовое отверстие должно было несколько сместиться по брюшной стороне вперед. Такое допущение больше соответствует расположению нервной системы турбеллярий.

Что касается строения тела турбеллярий, то они сохраняют ряд черт радиальной симметрии предков, особенно в строении нервной системы. Они сохраняют также мерцательный эпителий на поверхности тела, расположение рта на брюшной стороне и ряд других особенностей, заимствованных от целентератных предков. Пока не сформировались рычажные конечности, основным механизмом движения оставалось изгибательное движение (рис. 4). Этот тип движения возможен при достаточно мощной мускулатуре и определенном ее расположении «пластами» вдоль всего тела. Оба эти условия сочетаются в кожно-мускульном мешке червей. При этом двигательная мускулатура составляет около половины общего объема тела, а иногда (*немертины*, *пиявки*) и значительно больше.

С образованием конечностей кожно-мускульный мешок распадается на отдельные мышцы. Морфологическая основа двигательной функции кожно-мускульного мешка — расположение сократительных волокон во взаимно перпендикулярном направлении. Это пласты кольцевых и продольных мышц. Еще у грегарин миофибриллы образуют систему продольных и поперечных нитей. Отростки эпителиально-мышечных клеток низших кишечнополостных также образуют слой продольных (от эктодермы) и слой кольцевых сократительных волокон. Однако у кишечнополостных количество мускулатуры невелико, кожно-мускульный мешок не формируется и движение осуществляется реактивным способом — только у

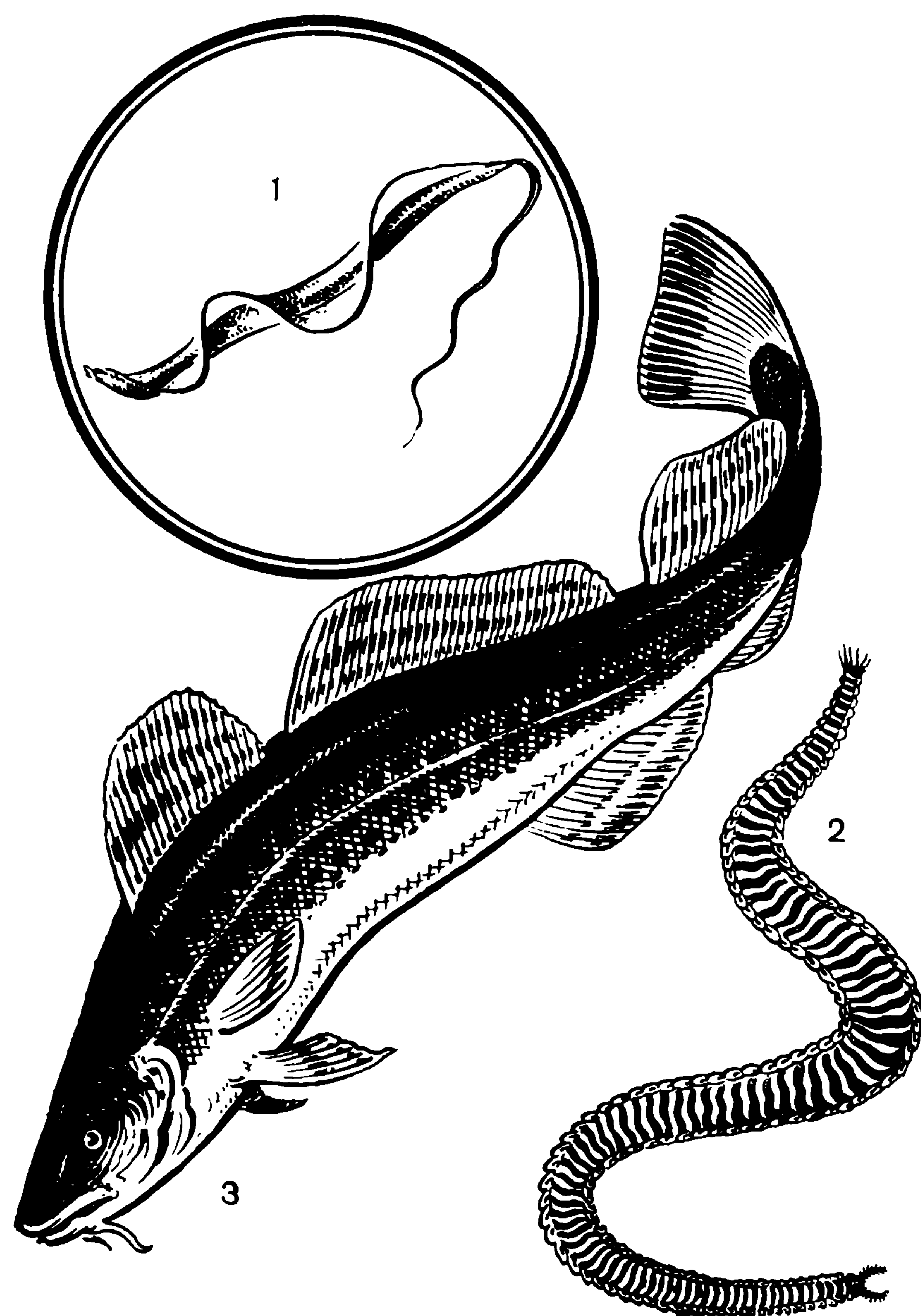


Рис. 4. Различные формы движения у животных:
1 — движение трипаносомы посредством ундулирующей мембраны; *2* — изгибательное движение полихеты; *3* — движение рыбы.

ктенофор сохраняется ресничное движение, дающее, однако, при крупных размерах ктенофор очень слабый эффект. Изгибательное, волнообразное движение — целесообразная форма передвижения в водной среде, однако в плотной среде грунтов, особенно морских, эта форма движения не эффективна: у животных возникает гидравлическое прямолинейное движение. При этом формируется обширная полость тела, наполненная полостной жидкостью. Количество мускулатуры в кожно-мускульном мешке уменьшается, но оно достаточно, чтобы сокращением кольцевой мускулатуры тела и перекачкой полостной жидкости вперед обеспечить продавливание хода в грунте, а затем, расширив передний конец тела и заклинив его в ходе, подтянуть заднюю часть тела сокращением продольной мускулатуры.

Принципиально тот же способ движения свойствен *двустворчатым моллюскам*, пробивающим ход в грунте клиновидной ногой, способной к расширению при перекачке в ее лакуны полостной жидкости, с последующим подтягиванием тела и

одевающей его раковины. Интересно отметить, что отличные пловцы — головоногие моллюски — освоили реактивное движение и им не свойственно изгибательное движение тела. У их предков кожно-мускульный мешок уже распался (как и у остальных моллюсков) и была утрачена основа для создания изгибательного движения.

В водной среде возникли и *членистоногие*, и свойственное им движение с помощью рычажных конечностей. Но, прежде чем сказать о свойственной им форме движения, следует остановиться на метамерии (сегментации) и ее происхождении. Метамерия иногда рассматривается как своеобразный тип симметрии. При гомономной сегментации, так же как и при других типах симметрии, наблюдается повторение сходственных частей тела — метамер (или сомитов) с одинаковым расположением половой системы, выделительных органов, разветвлений нервной (невросомит) и кровеносной (ангиосомит) систем с двумя параподиями по бокам тела, с поперечными перегородками — диссепиментами, отгораживающими сегменты друг от друга, с обособленными участками продольной и кольцевой мускулатуры (миосомит). Только в данном случае метамеры расположены не вокруг точки или линии и не по обе стороны плоскости, а в линейном направлении по главной оси тела. Метамерное строение появилось вместе с развитием вторичной полости тела и кровеносной системы (рис. 5, 6). Низшие черви — *сколециды* — лишены настоящей метамерии (Amera), она появляется только у высших червей — *аннелид* — и проявляется либо в малом числе сегментов (Oligomera — *мшанки*, *плеченогие* и все *вторичноротые*), либо в большом (Polymera — *аннелиды* и *членистоногие*).

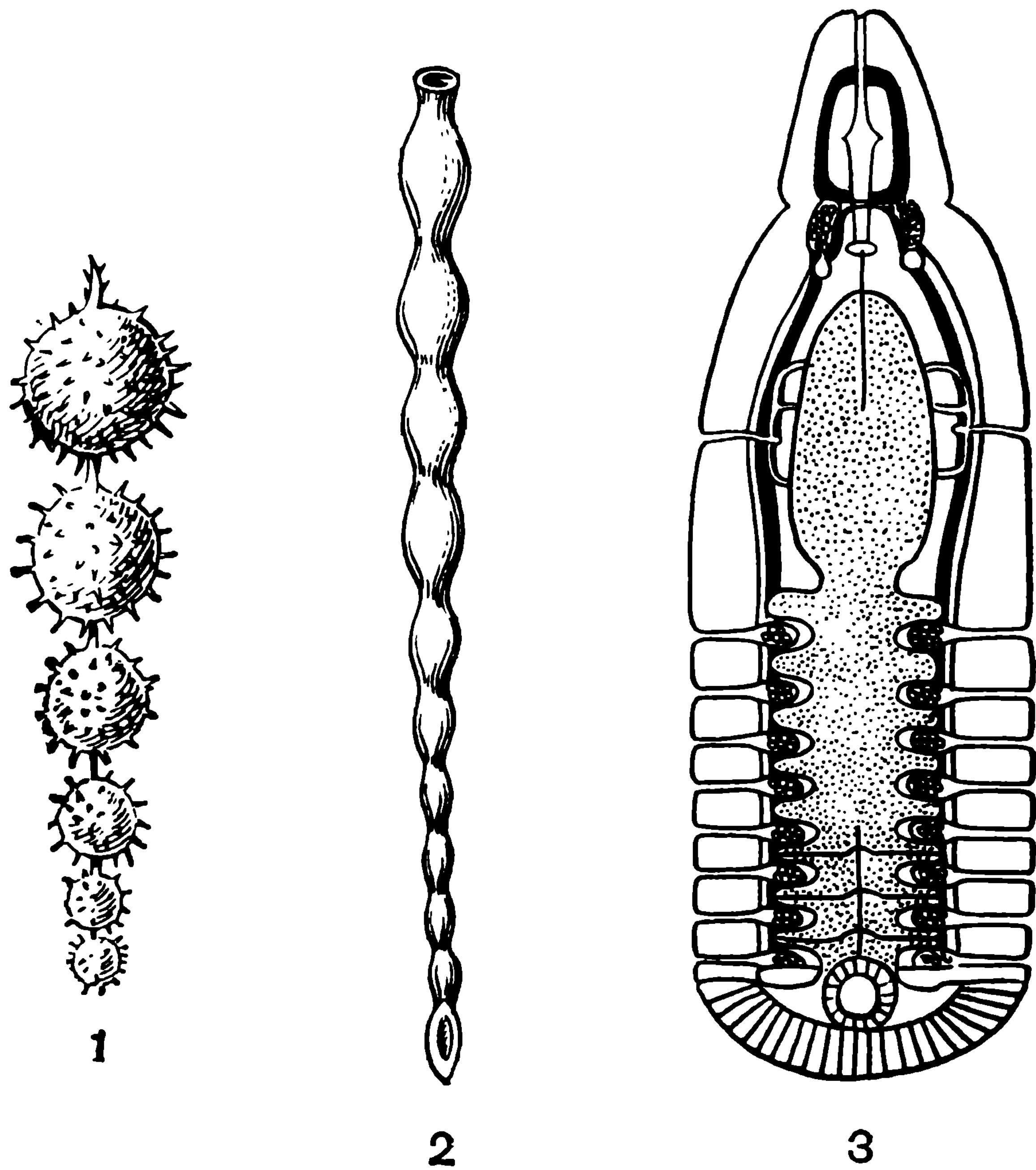
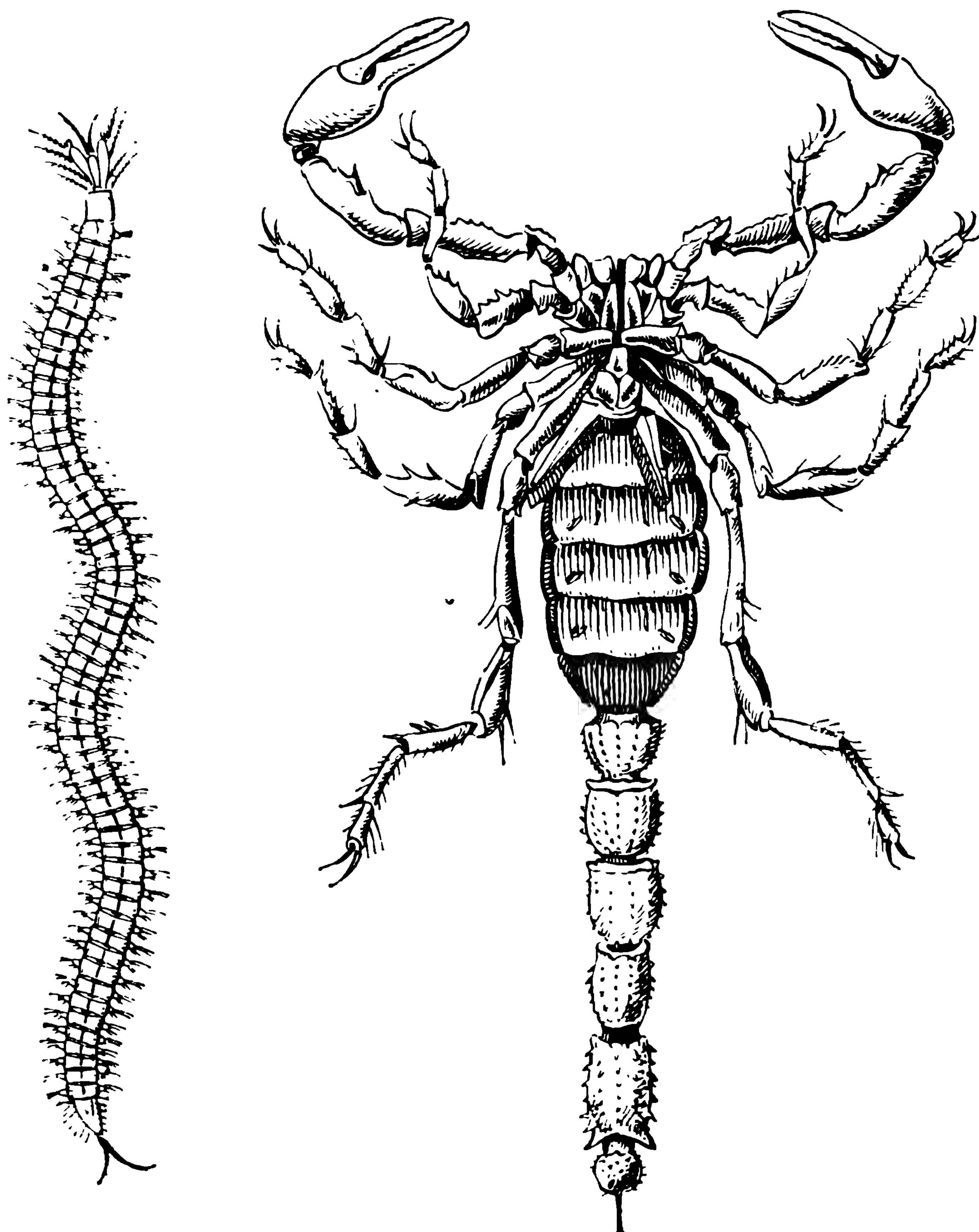


Рис. 5. Примеры псевдометамерии:
1, *2* — раковины фораминифер; *3* — немертина (в разрезе).

Рис. 6. Примеры истинной метамерии:
слева — гомономная (полихета); *справа* — гетерономная (скорпион).



Среди основных этапов развития животного мира наряду с рассмотренными выше — возникновением многоклеточности, радиальных типов симметрии, появлением двусторонней (билатеральной) симметрии — развитие метамерности занимает важное место. Наряду с ними можно поставить еще только формирование рычажных конечностей как основного органа движения и выход из водной среды обитания в воздушную.

Конечности членистоногих и позвоночных возникли совершенно независимо, хотя они и обладали поразительным биолого-эволюционным и функциональным сходством при резко выраженных чертах различий как следствии различия в характере скелета тех и других. У *членистоногих* хитинизированный трубчатый скелет наружный и по расположению, и по происхождению (производное эктодермы), у *позвоночных* скелет костный и внутренний (мезодермический). Функциональное сходство обслуживающей конечности мускулатуры — в антагонистической системе мышц сгибателей и разгибателей:

у членистоногих они прикрепляются к выростам хитинового панциря, а у позвоночных — к выростам костей.

Что же могло вызвать развитие сегментированного тела? Следует прежде всего отметить, что подразделение тела на сходственные части с линейным их расположением наблюдается у разных организмов, стоящих на более низком уровне, чем животные с истинной метамерией. Такие случаи (псевдометамерия) наблюдаются у раковинок фораминифер (рис. 5), турбеллярий, немертин. В этом сказывается упорядочение расположения множественных образований и органов, имеющих полимерный характер.

Истинная метамерия, появляющаяся у *кольчатых червей*,— гораздо более общее и глубокое явление, наложившее печать на большой и важный этап эволюции полимерных животных — *аннелид* и *членистоногих*.

Несегментированные *низшие черви* (Amera) немногочисленны, имеют слабые способы передвижения и не имеют в водной среде такого значения, как аннелиды. Наиболее существенный для всех них фактор биотической среды — враги, для которых они могут являться пищей. *Турбеллярии* ведут придонный образ жизни, малы по размерам, очень медленно движутся, прячутся между водорослями и под камнями. Тело их выделяет много слизи, вероятно, выполняющей защитную функцию. *Нематоды* ведут скрытый образ жизни — они наполовину паразиты, наполовину живут в грунте и малодоступны для врагов. Среди них нет пелагических форм, и они очень малоподвижны. Такой же образ жизни свойствен *приапулидам* — они живут в скрытых биотопах, главным образом в грунте, и либо лишены органов движения, либо способны лишь к самому слабому передвижению. К ним относятся *коловратки*, но они имеют микроскопические размеры и распространены преимущественно в пресных водах. Это единственная группа среди *сколецид*, ведущая планктонное существование.

Единственная группа среди низших, несегментированных червей, ведущая и придонное и пелагическое существование, многочисленная в морских бассейнах — *немертины* — агрессивные хищники, обладающие органом нападения и защиты — хоботом. Они движутся волнообразно, изгибая тело, но движение это очень слабо. Кожа их выделяет огромное количество слизи, назначение которой, возможно, двойное: она отпугивает врагов и ускоряет движение в воде. Если не считать еще нескольких немногочисленных групп микроскопических организмов, ведущих донную жизнь, то это и все, что мы находим в морской воде из низших червей. Конечно, самое большое внимание привлекают среди них немертины. Однако и они не смогли занять среди населения моря видного положения.

Для большинства перечисленных групп сколецид характерно отсутствие способности к быстрому движению и плотных, защищающих тело покровов. Для дальнейшей эволюции животных необходимо было разрешить эти затруднения. Некоторые организмы, генетически связанные с червями, находили защиту от врагов в формировании крепких покровов (*плеченогие*, *мшанки*, *моллюски*), но теряли в скорости движения или даже становились неподвижными, прикрепленными формами. И только *многощетинковые кольчецы* получили дальнейшее филогенетическое развитие: у них выработались уплотненные, но тонкие покровы и сегментированное строение, которое давало возможность легко сгибать тело во все стороны. Очевидно, первые этапы формирования метамерности были связаны с формированием только поверхностной сегментации, но постепенно она захватывала все более и более глубоко расположенные части тела и органы. Полимеризация захватила некоторые системы внешних и внутренних органов — параподии, жаберные выросты, половую, нервную, кровеносную и выделительную системы. Внутреннее упорядочение в расположении органов подчинилось метамерному строению, и в результате развившейся метамерии возникла гомономная (от греч. «одинаковый» и «поделенный»), т. е. однообразная, множественность посегментного расположения систем органов.

Очень часто на протяжении эволюции отдельных групп, особенно среди кишечнополостных и червей, наблюдается множественное повторение одноименных образований и органов. Такие структуры именуют полимерными. Особенно часто встречается полимерный тип в расположении половых желез. Их четыре у *гидрозоа* и *сцифозоа*, много у *антозоа*, восемь мужских и восемь женских желез у гермафродитных *ктенофор*, очень много у *ленточных червей* (*цестод*), много у *полихет*.

Целый ряд полимерных органов, помимо гонад с посегментным расположением, возник при формировании метамерных кольчецов — параподии, жабры, выделительные органы, кольцевые нервные тяжи и кровеносные сосуды, ганглиозные скопления в брюшной нервной системе и многое другое.

Полимерный характер имеет расположение многих органов у *иглокожих* в связи с их пятилучевой симметрией. Подобных примеров можно было бы привести очень много и для членистоногих — количество ног у ракообразных и особенно у многоножек; трахеальные образования у них же и у насекомых и т. д. Однако в дальнейшем почти всегда наблюдается процесс уменьшения количества одноименных образований, или, как это называют, процесс олигомеризации, в количестве ног, сегментов тела, половых желез, органов выделения, дыхания и т. д.

Гомономная сегментация стала уступать место гетерономной, и особенно в группе членистоногих, а покровы становились все более прочными (хитинизированными), но не утерявшими своей легкости и не мешавшими подвижности благодаря мягким и растяжимым сочленениям между отдельными более плотными частями хитинового панциря. В дальнейшем в эволюции обеих основных ветвей животных — *первичноротых* и *вторичноротых* — проявляется поразительное сходство в выработке рычажных двигательных придатков — конечностей. У *членистоногих* прообразом их были параподии *полихет*, у *позвоночных* — плавники рыб. У членистоногих конечности появились еще в водной среде (у ракообразных), а у позвоночных только с выходом в воздушную среду. Эволюция параподий и конечностей у *полихет* и *членистоногих* — очень хороший пример олигомеризации и перехода от гомономных образований к гетерономным. У многих полихет параподии имеются на всех сегментах и иногда на сотнях сегментов имеют совершенно одинаковый характер (гомономная полимерия). У ракообразных и тем более у паукообразных и насекомых количество конечностей подвергается неуклонно идущей олигомеризации и гетерономному типу изменений, т. е. уменьшается не только количество ног, но и разные конечности отличаются друг от друга по строению и функциям. Этот процесс представляет собой только часть более общих изменений организации процесса кефализации (от греч. «голова»), т. е. формирования головы, и тегматизации (от греч. «отдел») — формирования отделов тела. Из передних сегментов тела формируется голова — передняя тегма тела, а конечности этих сегментов превращаются в органы чувств и ротовые придатки. Следующие сегменты образуют грудной отдел (у насекомых три сегмента, у паукообразных — четыре, у высших ракообразных — восемь и т. д.).

Конечности грудного отдела обычно служат для передвижения. Брюшной отдел, сформированный из различного количества сегментов, либо лишен конечностей (насекомые, паукообразные), либо они выполняют другую функцию (половую, дыхательную и т. д.). Грудь и брюшко образуют вторую и третью тегмы тела.

У наземных групп конечности выполняют основную двигательную функцию (если не считать многоножек, змей и некоторых других групп), а сегментация как во внешнем облике животного, так и во внутреннем строении исчезает.

Метамерное расположение сохраняется лишь частично и только на некоторых системах, таких, как дыхательная, нервная и др. Крайнюю форму подавления (исчезновения) метамерного строения можно наблюдать у *клещей*, в мешкообразном теле которых слиты все отделы, не обнаруживающие сегментированного плана строения. И у других членистоногих намечается слияние трех основных отделов тела, прежде всего головы и груди в головогрудь (высшие ракообразные и паукообразные). При этом иногда брюшной отдел тоже испытывает редукцию, и тогда, как, например, у *крабов*, тело кажется состоящим из одного компактного образования, хорошо защищенного крепким панцирем от врагов, а хорошая подвижность его обеспечивается пятью парами конечностей.

Столь же нагляден этот процесс и у позвоночных. Две пары конечностей, сходные между собой у низших позвоночных, особенно у рыб, у птиц совершенно различны — передние служат для полета, задние для передвижения по грунту. У многих млекопитающих строение и функции передних и задних конечностей также весьма различны. Здесь процесс олигомеризации выражен очень ясно.

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ

Приспособленность животных к условиям среды. Приспособления, которые появляются у организмов в связи с изменениями внешних условий, чрезвычайно многообразны. С одной стороны, организмы избегают неблагоприятных и необычных для них условий среды, а с другой — характернейшая особенность организмов — расширяют свое жизненное пространство, ареал, что приводит к изменениям их организации. Сочетание всех этих свойств организмов создает существующую сложную систему приспособлений к условиям абиотической и биотической среды и характер ареалов.

Если допустить, что первоначальной средой жизни были теплые мелкие моря и что первичной формой существования было дно — твердый субстрат (рис. 7), то в дальнейшем шло завоевание животными всех глубин океана и его водной толщи, проникновение их в грунт, переход в пресную воду и воздушную среду. Кроме того, на всех этих этапах животные проникают в глубоко скрытые под покровом земли пещеры и подземные воды и в тела других животных (переход к паразитизму). Животные, освоившие воздушную среду, нередко вновь возвращаются в морскую среду: в меньшей степени — *коловратки*, *олигохеты*, *пиявки*, *насекомые* (морские клопы) и *паукообразные* (морские клещи), в большей степени — *рыбы*, *рептилии* (змеи и черепахи), *птицы* (пингвины и др.) и особенно *млекопитающие* (ластоногие и китообразные). Все перечисленные группы обладают хорошо защищающими от неблагоприятного действия соленой воды покровами, что облегчило для них переход в соленую воду. Но среди амфибий нет ни одного примера возвращения в морскую

среду. Вероятно, этому противодействовала их тонкая и нежная, ничем не защищенная кожа.

У многих животных вырабатывалась способность к полету (*рептилии, насекомые, птицы* и *млекопитающие*) или к его имитации (*пауки, летучие рыбы, кальмары*). Наиболее быстрые пловцы и летуны приобрели способность преодолевать большие пространства в горизонтальных миграциях — до $^1/_3$ окружности Земли, что помогало им в отыскании областей, наиболее выгодных для размножения и питания (генеративно-алиментативные миграции). Многие *киты* в летний сезон передвигаются в северные широты, где находят обильную пищу, а на зиму уходят в экваториальные широты. Огромные пути проходят в океанах *тунцы*. Широко известны тысячекилометровые пути личинок речных *угрей* из глубин Саргассова моря в реки Европы, Азии и Северной Америки и возвращение половозрелых самок для нереста на родину. Такие же пути из моря на нерест в реки совершают лососевые рыбы, а молодые *лососи* — из рек на откорм в океан.

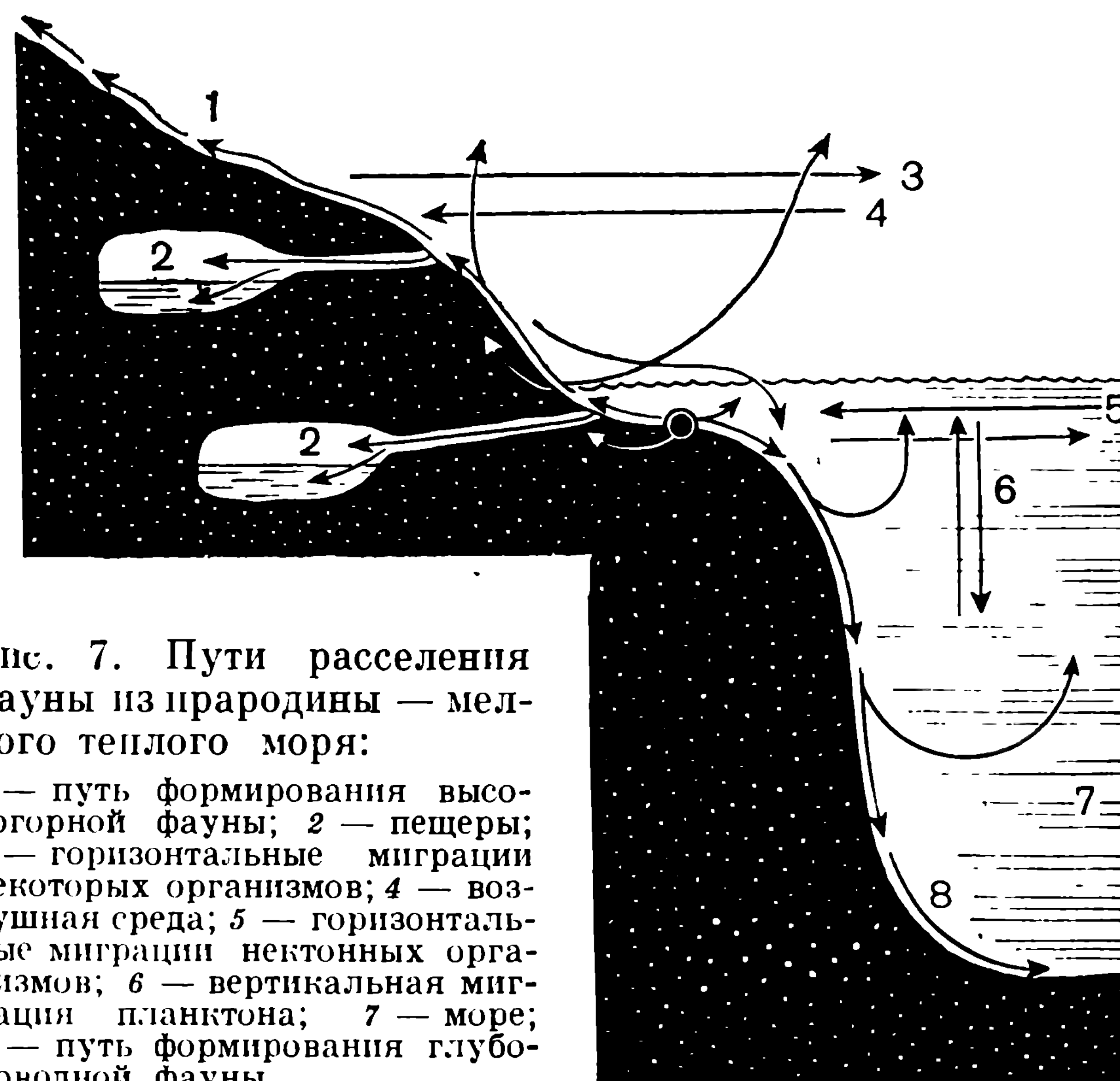


Рис. 7. Пути расселения фауны из прародины — мелкого теплого моря:

1 — путь формирования высокогорной фауны; *2* — пещеры; *3* — горизонтальные миграции некоторых организмов; *4* — воздушная среда; *5* — горизонтальные миграции нектонных организмов; *6* — вертикальная миграция планктона; *7* — море; *8* — путь формирования глубоководной фауны.

Сходного типа миграции ярко выражены у птиц и некоторых наземных млекопитающих. Использование разных участков среды у многих морских животных выражается (главным образом *ракообразные*, молодь *рыб* и некоторые другие) в суточных вертикальных миграциях. Днем они прячутся в темных глубинах, а ночью поднимаются в обильные пищей верхние слои.

Стремление многих морских животных к расселению отражается и на биологии их личинок.

Многие донные животные (*черви, ракообразные, моллюски, иглокожие, рыбы* и др.) имеют пелагических личинок, в течение недель, а иногда месяцев ведущих планктонное существование. За этот срок их подхватывает течение и относит на сотни, иногда тысячи километров от места их рождения, и, если, опустившись на дно, личинки встретят благоприятные условия существования, они заселят новые районы. Таким образом, миграции животных могут иметь различный характер.

Своеобразен способ расселения некоторых животных в виде пассажиров на других животных или на судах, о чем речь будет впереди.

Комменсализм, симбиоз и паразитизм. Чрезвычайно многообразны взаимоотношения, которые складываются между организмами и их группами, а иногда и целыми биоценозами в длительном процессе эволюции приспособлений и биологических связей. Об одной такой системе связей между растительным и животным царствами в рамках всей биосферы мы уже говорили.

Планктонные биоценозы дают основной пищевой ресурс для донной фауны океанов и морей, а также и для рыб. Многие организмы моря и суши совершают горизонтальные, а в море, кроме того, и вертикальные миграции и на разных этапах миграций вступают в биологические связи с различными группами организмов.

Многие паразиты часть своей жизни проводят в свободном состоянии, и тогда они подчиняются иным системам связей с другими организмами и с абиотической средой.

Одна из ведущих связей между организмами — это потребность в пище. В этом отношении животные в первую очередь могут быть разделены по характеру пищевого объекта на растительноядных, детритоядных, грунтоядных, плотоядных, в том числе и хищников.

Понятие «хищник» употребляется в различном смысле. Животных, питающихся моллюсками, насекомыми или червями, обычно не называют хищниками, но совершенно очевидно, что треска, питающаяся сельдью,— хищник, так же как акула, пожирающая других рыб, или волк, гоняющийся за зайцем. Обычно хищниками называют животных, питающихся другими животными, близкими по систематическому положению (в рамках позвоночных, или насекомых, или моллюсков и т. д.), но иногда говорят о хищных растениях, питающихся насекомыми, как, например, росянка, или о хищных грибах, питающихся червями, и т. п. Более точное определение и классификация способов питания, вероятно, затруднительны в силу того, что эти способы создаются независимо у разных животных в совершенно разных формах, на различной морфологической основе и не имеют никакой генетической связи. В силу этого создание естественной системы форм питания едва ли возможно. Система всегда будет носить более или менее искусственный характер. Она возможна, пожалуй, только в рамках небольших однородных групп.

Часто среди животных, входящих в один морской донный биоценоз, наблюдается мозаичность в использовании пищевых ресурсов: фильтраторы[1] (*губки, двустворчатые моллюски, усатые киты* и др.) могут жить рядом с грунтоедами и собирающими, а иногда они специализируются по отдельным кормовым объектам. Обычно именно таким образом подбираются по способу питания животные в биоценозе. Так, в Каспийском море *осетр* питается почти целиком моллюском *синдесмией*, а *севрюга* почти нацело — *полихетой нереис*. Оба эти организма перед второй мировой войной были перенесены в Каспий из Азовского моря и получили в нем огромное развитие.

По объектам питания животных можно также разделить на монофагов и полифагов, т. е. питающихся одним объектом или многими.

В системе биологических связей между животными организмами можно выделить несколько типов с постепенным усилением трофической связи — комменсализм, симбиоз и паразитизм.

Комменсализм, или нахлебничество,— очень обычное явление у общественных насекомых. Особенно обильны комменсалы в гнездах муравьев, где они существуют за счет запасов, накопляемых хозяевами гнезда. Среди них есть и несколько видов жуков семейств Staphylinidae, Pselaphinidae и др. Типичные комменсалы — *рыбы-лоцманы* и *рыбы-прилипалы*, сопутствующие акулам, жуки в гнездах муравьев и т. п.

Чрезвычайно разнообразно явление симбиоза (совместное существование), который может быть двусторонне полезным (мутуализм), односторонне полезным или нейтральным. Классический пример двусторонне полезного симбиоза дают *рак-отшельник* и *актиния*, сидящая на его раковине. Актиния пользуется остатками со стола своего хозяина, который, кроме того, является для нее извозчиком, а рак-отшельник (Eunagurus) имеет защитника — актинию, отпугивающую его врагов. Рак-отшельник активно разыскивает актиний, снимает их клешней с субстрата, на котором они сидят, и пересаживает к себе на раковину, в которой живет.

Обычны различные формы симбиоза между некоторыми морскими животными и одноклеточными водорослями — так называемыми зоохлореллами (зелеными) и зооксантеллами (желтыми). Зооксантеллами набита протоплазма некоторых *радиолярий*, ими набиты ткани некоторых *кораллов*, причем если кораллы освободить от зооксантелл, то нормальная жизнедеятельность кораллов нарушается. Недавно было показано, что зооксантеллы — это молодые стадии развития одноклеточных водорослей *перидиний*.

Самый огромный моллюск Tridacna, достигающий размера 1,5 м и массы 200—300 кг, дает приют огромной массе одноклеточных водорослей, без которых существовать не может. Турбеллярия Convoluta, развивающаяся в огромном количестве на литорали Англии и Нормандии, имеет ярко-зеленую окраску из-за набивающей ее ткани одноклеточной водоросли Carteria (зоохлорелла). Это также двусторонне полезный симбиоз: животное защищает водоросли, дает им углекислый газ и азотистые соединения, а само получает от водорослей кислород и частично использует их как пищу. Известно, что если молодая конволюта не получит порцию водорослей для дальнейшего развития, она погибает.

Различного типа симбиозы, правда, не столь резко выраженные, весьма многочисленны. Стайки молодых рыб находят приют среди щупалец некоторых медуз, что является примером одностороннe полезного симбиоза.

Совсем особая группа биологических связей между организмами — явление паразитизма (от греч. «около» и «пища»). Паразитизм очень широко распространен среди многих групп животных, особенно среди простейших, червей и членистоногих (цв. табл. 1).

Имеется немало классов животных, ведущих исключительно паразитическое существование. К ним относятся *споровики, трематоды, цестоды, колючеголовые* и некоторые другие черви; из ракообразных — *мешкогрудые* (Ascothoracida). Ни одна группа животных не свободна от паразитов и симбионтов.

Существует много попыток дать общее определение и классификацию явлений паразитизма. В. А. Догель о своей книге «Общая паразитология» (1962) определяет паразитов как «организмы, которые используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом (частично или полностью) на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой».

Естественно задать вопрос: каким же образом возникает паразитическое существование? Что заставляет свободно живущий организм переходить к паразитизму и существованию внутри другого организма, казалось бы, в очень сложных и трудных условиях? Этот вопрос аналогичен такому же вопросу в отношении глубоководной фауны, фауны пещер и почв. Найти правильный ответ на этот вопрос мы можем, только учитывая способность живых существ к расселению и освоению новых биотопов и новых биологических особенностей. Это свойство настолько резко выражено, что многие организмы путем длительного процесса приспособления заселяют чуждые им аномальные био-

---

[1] *Фильтраторы* — животные, пропускающие через особые полости большое количество воды и отфильтровывающие при этом планктон.

топы, соответственно которым изменяется их организация. Освоение этих биотопов при переходе к паразитическому существованию идет обычно несколькими каналами. Очень часто паразит проникает в тело хозяина, внедряясь в его пищеварительную систему в личиночном состоянии вместе с пищей. Бесконечно повторяющаяся инвазия может кончаться успехом, и внедряющийся организм вырабатывает способность существовать, а затем питаться, расти и размножаться в кишечнике другого животного. К паразитическому существованию может приводить хищничество, если хищник очень мелкий по сравнению с жертвой — хозяином. Он может сам все теснее и теснее вступать в связь с поверхностью тела хозяина и в конце концов проникать в него. Кровососущие животные (*мухи*, *комары*, *клопы*, *клещи*) могут при этом заносить в тело жертвы паразитов. Часто на теле крупных животных поселяются мелкие животные, которые становятся их постоянными спутниками, а в дальнейшем также проникают под покровы их тела во внутренние органы.

Существуют, конечно, и другие пути формирования паразитизма. Вероятно, путем постепенного приспособления к хозяину к паразитизму могут переходить комменсалы и симбионты.

Явления паразитизма связаны с массой замечательных и своеобразных особенностей. Нервная система и органы чувств, а также мускулатура и органы движения обычно испытывают у паразитов явления регресса. В силу всех этих изменений иногда взрослый паразит теряет всякое сходство с родственными группами, как, например, у некоторых *брюхоногих моллюсков* (Parenteroxenos) или *ракообразных* (из веслоногих и усоногих, в том числе знаменитая Sacculina).

Сильное развитие приобретают органы прикрепления к телу хозяина (крючки, присоски, хоботки) и защитные от хозяина образования покровов тела, но наиболее характерное отличие — в сильном и часто в колоссальном развитии плодовитости. Нередко из одного оплодотворенного яйца образуются (партеногенетически) тысячи, сотни тысяч и миллионы особей. Количество яиц, продуцируемых одной самкой *турбеллярий* (свободноживущих плоских червей), исчисляется единицами или десятками, а у близкородственных им *трематод* — многими тысячами и даже десятками тысяч. Интересно при этом отметить, что у родственных между собою трематод и цестод имеются еще дополнительные механизмы к увеличению числа потомства, при этом совершенно разные у двух несомненно родственных форм. У ленточных червей увеличивается число половых систем, возникающих почкованием, причем их количество в одном черве может достигать нескольких тысяч. Совершенно иначе увеличивается плодовитость трематод — в спороцистах и редиях (см. раздел о трематодах) происходит партеногенетическое размножение яиц (шары дробления) на ранних стадиях развития. Часто организм ведет паразитическое существование только в определенные периоды своего жизненного цикла: или в раннем личиночном возрасте, или во взрослом состоянии. В остальное время он существует во внешней среде как свободноживущий организм (различные нематоды). В других, довольно многочисленных случаях паразит оказывается на свободе только в стадии яйца (*трематоды*, *цестоды* и *нематоды*) и, наконец, может совсем не существовать в свободном состоянии (*малярийный паразит*, *трихина* и др.). Усложнение биологии паразита возникает в связи со сменой хозяев: паразит проводит часть цикла в одном хозяине, часть в другом.

При этом основным хозяином считают организм, в котором женские гаметы, или яйца, проходят оплодотворение, а другого хозяина называют промежуточным. В наиболее сложных циклах промежуточных хозяев может быть два, например у *широкого лентеца*. Первый промежуточный хозяин — пресноводный рачок *циклоп*, а второй — *рыба*. Своеобразное усложнение паразитического жизненного цикла у споровиков заключается в множественной повторности бесполого размножения — ш и з о г о н и и (от греч. «расщепляться» и «воспроизводство»).

Очень интересные формы с в е р х п а р а з и т и з м а наблюдаются у *насекомых* (*мухи* и *перепончатокрылые*): насекомое откладывает яйца в паразитическую личинку другого насекомого, находящуюся внутри личинки третьего.

Не менее интересен вопрос специфичности хозяина в явлениях паразитизма. Некоторые паразиты могут существовать в теле только одного или двух хозяев. Так, некоторые виды споровиков рода Plasmodium могут развиваться только в теле комара Anopheles, где проходят половой цикл, и в теле человека, где протекает бесполое развитие (шизогония). Возбудитель сонной болезни — Trypanosoma gambiense — нормально обитает в крови антилопы, для которой, видимо, не патогенен, переносчиком его является муха цеце (Glossina morsitans), а человек — дополнительным, случайным носителем. *Свиной солитер* может развиваться только в теле свиньи (промежуточный хозяин) и человека (основной хозяин). Наконец, часто хозяин не специфичен и паразит может развиваться в различных животных. Так, *эхинококк* может и во взрослой стадии, и в стадии финки существовать в различных животных, в том числе и в человеке. Имеются паразиты с еще более широким кругом хозяев.

Примечательны, хотя еще мало изучены, явления физиологических и биохимических связей между хозяином и паразитом. Установлено, что при нормально протекающей малярии совпадают циклы шизогонии паразита, сидящего в бесчисленных эритроцитах крови хозяина, и что микрофиля-

рии появляются в периферических кровеносных сосудах в ночные часы, когда на человека нападают кровососущие насекомые, переносящие микрофиллярии на другого хозяина (см. в соответствующих разделах книги).

Явления паразитизма, симбиоза и комменсализма — интереснейший раздел биологии, имеющий большую перспективу дальнейшего изучения, полный глубокого научного смысла и огромного практического значения.

Стадии покоя, спячки и анабиоза у животных. Животные в состоянии нормальной жизнедеятельности могут существовать в различных условиях. В арктических морях обитает немало форм, вся жизнь и размножение которых протекают при температуре ниже нуля, а иногда 1,5—1,8 °С ниже нуля, например моллюск Portlandia arctica, офиуры — Ophiopleura borealis и Gorgonocephalus arcticus, звезды — Asterias panopla и Pontaster tenuispinus, креветка Sclerocrangon ferox, морской таракан Mesidothea sabini и др.

Однако коралловые рифы не могут развиваться при температуре ниже 21,5 °С. И те и другие относятся к так называемым стенотермным (от греч. «узкий» и «тепло»), т. е. существующим в условиях слабых колебаний температур.

Множество пресноводных организмов погибает при повышении солености, что и происходит в течение миллионов лет в устьях рек при изливании их вод в моря. Но вместе с тем в пересоленных — гипергалинных (от греч. «сверх» и «соленый») озерах при почти предельном насыщении солями существуют и развиваются, да еще в огромных количествах, листоногий рачок Artemia salina и служащее ему пищей жгутиковое Dunaliella. Существует и фауна горячих источников — это животные, жизнедеятельность которых может протекать при температуре до 40—50 °С и выше (*нематоды*, *личинки мух*, *брюхоногие моллюски*).

То же самое можно сказать и о способности животных переносить пониженное количество кислорода. Громадное большинство животных может существовать только при достаточном насыщении среды кислородом. Имеются и такие, которые не выносят даже слабого понижения в содержании кислорода. Например, *турбеллярия*. Planaria alpina или *ракообразное*. Bythotrephes — стенооксибионтные (от греч. «узкий» и «жизнь») организмы, т. е. требующие для существования строго определенного снабжения кислородом. Однако имеются животные из разных групп, которые могут существовать при очень малом количестве кислорода в окружающей среде или совсем без него, как некоторые водные личинки двукрылых, некоторые низшие ракообразные, нематоды и др.

Среди приспособлений, при помощи которых животные переживают неблагоприятные для них условия существования, видное место занимает временный переход в состояние покоя (латентное состояние). Все животные в большей или меньшей степени способны в течение очень короткого срока переносить неблагоприятные условия без специальных приспособлений. Правда, *клещи*, *клопы* и некоторые другие кровососущие животные могут обходиться без пищи в течение очень длительного времени, даже нескольких лет, но это редкое исключение. Способность сохранять жизнь при наступлении неблагоприятных условий значительно расширяется переходом в нежизнедеятельное состояние, в стадию покоя — зимующие яйца, цисты, споры, спячка, анабиоз. Формирование этих образований может наступать или при изменении условий среды в неблагоприятную сторону, или связано у паразитических форм с выходом во внешнюю среду. В северных и умеренных широтах многие животные впадают в спячку в зимнее время, а в жарких и сухих странах — в период летней засухи.

Зимние, или покоящиеся, яйца свойственны очень многим пресноводным микроскопическим животным: *коловраткам*, *листоногим* и *ветвистоусым ракообразным*,— которые способны переносить высыхание окружающей среды и низкую (зимнюю) температуру. Яйца глистов также могут длительное время находиться во внешней среде в покоящемся состоянии. Яйца рачка Artemia salina сохраняют жизнеспособность в течение 9 лет. Сходного типа образования имеются у пресноводных *губок* и *мшанок* (геммулы и статобласты), но это не яйца, а многоклеточные комплексы (см. соответствующие разделы книги).

Иного типа образования — споры и цисты. Первые свойственны споровикам и входят в их цикл как определенная стадия развития, связанная обычно с выходом во внешнюю среду и поэтому у кровяных споровиков, которые никогда не оказываются во внешней среде, стадия споры утрачивается.

Многие пресноводные простейшие (*корненожки* и *инфузории*) и микроскопические многоклеточные (*тихоходки*, *нематоды*, *коловратки* и др.) в случае наступления неблагоприятных условий способны выделять оболочки и переходить на длительное время в состояние покоя.

Некоторые *коловратки*, *нематоды*, *тихоходки*, а также оплодотворенные яйца некоторых животных (например, *рачков артемий*, *коловраток*) способны выносить высыхание вплоть до полной потери жидкой воды. При этом совершенно прекращается обмен веществ и организмы впадают в состояние полного анабиоза (спячка). Они, однако, способны восстановить активную жизнедеятельность при условии увлажнения и при соответствующей температуре. Вопрос о возможности полного анабиоза долгое время считался спорным, и многие исследователи отрицали его реальность. Однако исследования главным образом советских ученых (Л. К. Лозина-Лозин-

ского, А. М. Голдовского и др.) доказали для некоторых организмов его существование. В состоянии анабиоза некоторые бактерии, а также высушенные коловратки, тихоходки, не теряя жизнеспособности, выносят охлаждение до —250 °С.

Явление перехода в недеятельное или малодеятельное состояние (спячка) известно и у многих вышестоящих по уровню организации животных: *высших червей*, *моллюсков*, *насекомых* и даже *позвоночных*, в том числе *млекопитающих* (*суслики*, *летучие мыши* и др.). Однако при анабиозе обмен веществ полностью не останавливается, а лишь резко снижается.

Переселения и акклиматизация. Каждый организм характеризуется определенным ареалом, в границах которого он находит необходимые для него условия существования и размножения. Внутри ареала организмы большей частью распространены неравномерно, в некоторых его участках достигая наибольшего развития, а в других — среднего, или встречаются спорадически. В связи с этим можно различать распространение целостное или разорванное. Последнее обычно характерно для краевых зон ареала и для реликтовых форм. Под реликтами (от лат. «оставаться») подразумевают формы, основной ареал которых расположен в другом районе, в условиях, которые ранее существовали и в данном месте, но в силу климатических или других изменений ему уже не свойственны. Так, в Московской области мы находим в разных местах, часто на большом расстоянии одно от другого, ледниковые озера, окруженные торфяниками со всем типичным для торфяника набором растительных и животных форм, мы их называем ледниковыми реликтами. Далеко на севере эти торфяники имеют свой основной ареал, а под Москвой сохраняются как реликты.

Реликты могут быть связаны не только с низкой температурой. В Белом море в изобилии произрастает морская трава — *зостера*. Эта часть ее ареала оторвана от основного ареала, доходящего на севере до западного Мурмана. На восточном Мурмане ее нет, но в более теплое время несколько тысяч лет назад ареал зостеры был сплошным. Последующее похолодание разорвало ареал зостеры, и она сохранилась в Белом море как тепловодный реликт. Под воздействием изменяющихся условий основной и часто более обширный в прошлом ареал распадается на отдельные реликтовые местонахождения. Таким холодноводным реликтом может считаться в Северной Европе и Сибири равноногое ракообразное — *морской таракан* (Mesidothea etomon) (кроме того, он еще и солоноватоводный реликт, так как сформировался в водоемах малой солености послеледникового времени). По происхождению и распространению сходно с ним другое ракообразное — Mysis relicta. Обе эти формы вместе с рядом других подобных форм можно найти в наиболее опресненных участках окраин наших северных морей, а также в пресных озерах Швеции, Северной Европы и Сибири и даже в Каспийском море. У всех них десяток тысяч лет назад был огромный сплошной ареал, а ныне они остались только в различных участках как арктические солоноватоводные реликты. Уходящий на север тающий ледниковый покров разбросал их в виде реликтов на огромном пространстве Европы и Азии. Таким образом, с понятием реликта обычно связывается существование организма в географических зонах, общие климатические условия которых претерпели значительные изменения. В каком-то смысле реликтами можно считать и различные формы, исчезнувшие, исчезающие или сократившие численность под воздействием человека. Возможно, к ним надо отнести и еще недавно исчезнувших *стеллерову корову* в морях Дальнего Востока, *птицу додо* с Маврикиевых островов, *лошадь Пржевальского* и др., а сейчас относятся *зубр*, *морской котик*, *морская выдра* и многие другие.

Если брать ареалы современных животных, находящихся в условиях процветания, то и среди них мы можем найти формы с очень широкими, почти всесветными ареалами распространения. Их иногда именуют убиквистами (от лат. «повсюду») или космополитами. Абсолютных убиквистов мы, пожалуй, не знаем, обычно они ограничены или водной средой, или воздушной. Многие из них развезены по всему миру человеком. Имеется немало и таких форм, которые имеют небольшие ареалы. Но подавляющее большинство животных имеет ареалы, ограниченные определенными непреодолимыми для них преградами — границами суши и морей, горными хребтами, пустынями, широкими реками и т. п.

Вряд ли можно представить себе такое животное, которое заселяло бы все те биотопы биосферы, которые благоприятны для его существования. Наоборот, в огромном большинстве случаев фактический ареал — это только часть того ареала, в котором данный организм мог бы существовать, если бы непреодолимые для него препятствия не ограничивали его стремления и возможностей к расселению. Надо учитывать и то, что указанные непреодолимые преграды претерпевают в геологическом масштабе существенные изменения.

Английские острова были еще недавно частью Европы, обе Америки соединились только в середине третичного периода, а Азия и Америка разъединились в недавнее послеледниковое время. Мадагаскар в мезозойское время был частью Африканского материака.

Еще в третичное время Черное, Азовское и Каспийское моря входили в один морской бассейн и т. д. С другой стороны, существуют и очень древние разрывы частей суши. Еще А. Уоллес (1823—1913) отметил, что глубокий морской про-

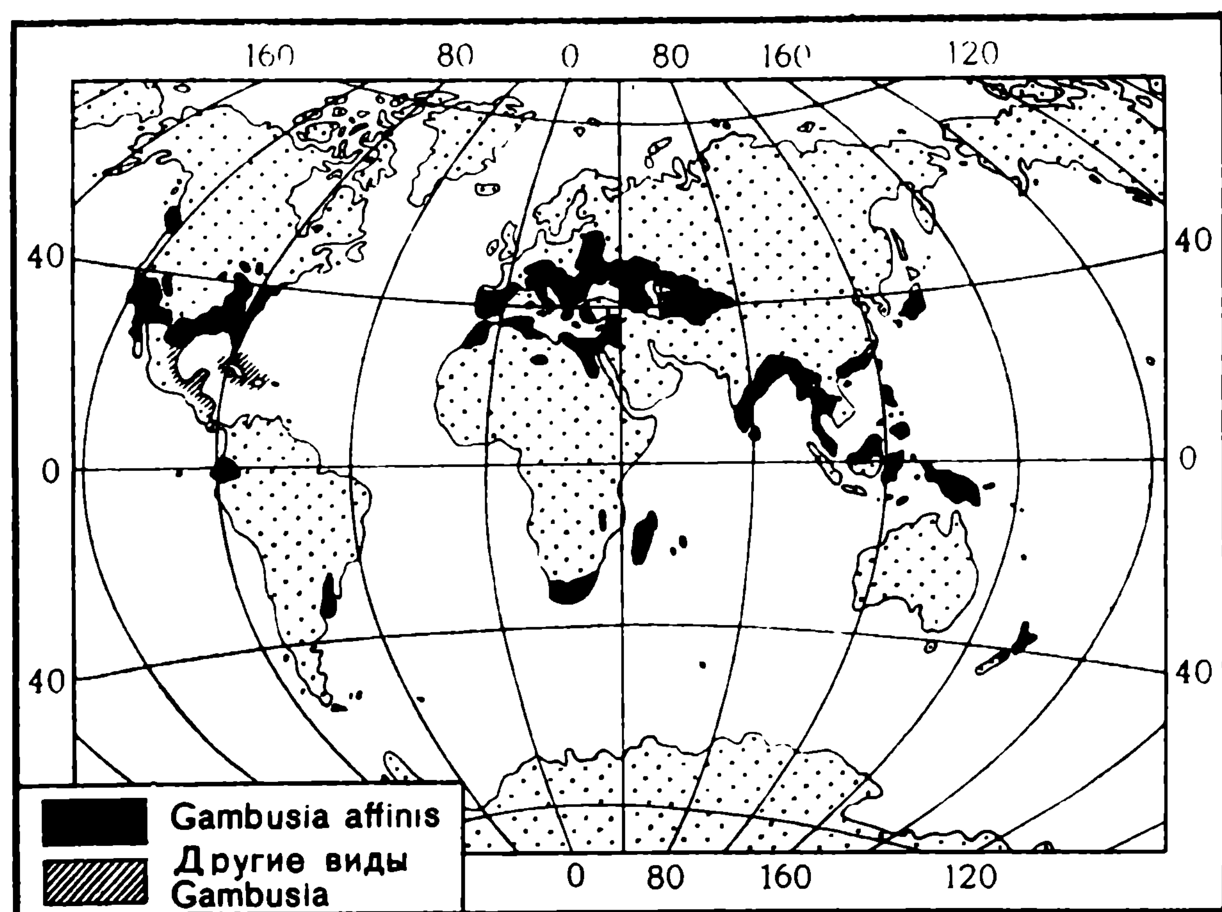


Рис. 8. Распространение американской рыбки гамбузии по земному шару.

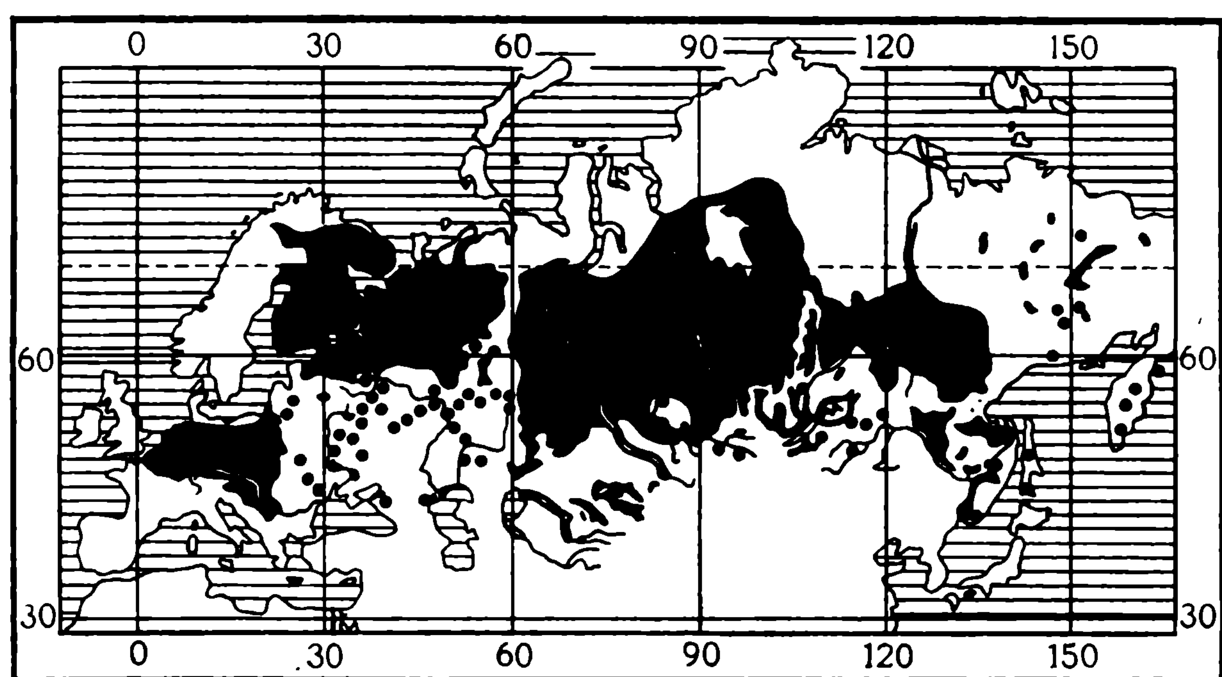


Рис. 9. Распространение американского грызуна ондатры в Европе и Азии.

лив между островами Бали и Ломбок разорвал пути развития австралийской и азиатской фауны на долгие геологические времена.

Ограниченность ареалов зависит еще и от способности организмов к расселению. Например, некоторые простейшие, особенно *пресноводные корненожки*, *коловратки*, *тихоходки* и некоторые другие, обладающие способностью образовывать цисты и стадии покоя и переносить в этом состоянии неблагоприятные для жизнедеятельных форм условия, в том числе и высыхание, могут разноситься ветром, птицами и разными другими способами на огромные пространства и приобретать всесветные ареалы. Все другие животные, однако, ограничены в своем распространении, и для большинства из них потенциальные ареалы, т. е. части биосферы, где они могут существовать, превышают фактические ареалы, и часто в огромных масштабах. Это подтверждается множеством примеров.

За последние 40 лет наши арктические моря претерпели значительное потепление, и в результате вся населяющая их фауна переместилась с запада на восток: тепловодная фауна — из Северной Атлантики в Баренцево море, из него дальше — в Карское море, а холодноводная фауна, наоборот, отступила из западной и юго-западной частей Баренцева моря на восток и север. Однако гораздо показательнее те случаи, когда животное преодолевает непреодолимые для него преграды, в подавляющем числе случаев с сознательным или бессознательным участием человека.

Каспийский э н д е м и к (от греч. «местный») гидроид Cordylophora caspia, очевидно, с помощью судов, днища которых он обрастает, во второй половине прошлого века по Мариинской системе проник в Балтийское море, а оттуда кораблями был развезен по всем крупнейшим портам мира. *Китайский мохнатоногий краб* (Eriocheir sinensis) тоже с кораблями перед первой мировой войной проник с Дальнего Востока в устье Эльбы, откуда широко расселился по побережьям Северного и Балтийского морей и речным бассейнам. В новом ареале он достиг огромного развития. Тем же путем брюхоногий моллюск *рапана* (Rapana bezoar) переселился около тридцати лет назад из Японского моря в Черное, размножился в нем и стал злостным вредителем устрицы и мидии и излюбленным сувениром черноморских туристов.

Развитие авиационных путей сообщения привело к завозу из Северной Америки *малярийных комаров* в Бразилию. Через несколько лет комары распространились в глубь страны и вызвали жестокую эпидемию малярии. В начале нашего столетия из Европы в Северную Америку был завезен *европейский скворец* (Sturnus vulgaris), распространившийся к середине столетия в огромном количестве по всей стране. Есть много и других подобных примеров.

Понимание того, что организм может существовать не только в пределах его фактического ареала, но и далеко за его пределами, возникло давно, и на нем базируется вся деятельность человека по акклиматизационным мероприятиям. Число таких мероприятий огромно. Начало им было положено переселением в новые места обитания домашних животных и культурных растений. Нынешние флора и фауна Австралии и Новой Зеландии имеют совсем иной характер, чем сто лет назад. В значительной степени изменились флора и фауна Европы и Северной Америки, акклиматизационные мероприятия постепенно захватывают весь земной шар. Из наиболее ярких примеров можно привести рыбку *гамбузию* (рис. 8) и *ондатру* (рис. 9). Однако известны случаи, когда очень хорошее по первоначальным результатам акклиматизационное мероприятие давало в дальнейшем и отрицательный результат. Так, рыбка *гамбузия* настолько размножилась в некоторых водоемах, например, Средней Азии, что выела все корма для других рыб и подорвала их запасы. С безобидным, казалось бы, *кроликом* в Австралии пришлось ве-

сти борьбу, так как огромные его стаи стали угрозой культурным растениям.

Большое количество подобных фактов описывается в интересной книге английского эколога Элтона «Экология нашествий животных и растений», изданной в СССР в 1960 г.

Интересная деталь очень многих успешных акклиматизаций в новом ареале — исключительная массовость развития, превышающая во много раз степень развития в исходном ареале. Такую массовость развития можно уподобить биологическому взрыву. В 1911 г. из Японии в США был случайно завезен *майский жук* Popillia japonica, достигший в новом местообитании колоссального развития. Уже через 8 лет в местах его массового развития один сборщик мог собрать в течение дня 20 тыс. жуков.

В течение последних 40 лет яркие примеры таких биологических взрывов дают многие новые «вселенцы» в Каспийское море. Во время гражданской войны случайно в Каспий попал из Черного моря *двустворчатый моллюск* Mytilaster lineatus, ставший вскоре в этом море самым массовым. В 30-е годы такого же массового развития достигли два вида *креветок* рода Leander. Перед второй мировой войной в Каспийское море были перенесены из Азовского *полихета* Nereis diversicolor и *двустворчатый моллюск* Syndesmya ovata для обеспечения пищей осетровых рыб. Последующее развитие обеих форм в Каспии также оказалось подобным биологическому взрыву, и их общее количество измеряется многими миллионами центнеров. С прорытием Волго-Донского канала переселение из Азовского моря в Каспийское различных растений и животных приобрело стихийный характер, и в настоящее время «вселенцы» составляют в Каспии гораздо большую массу, чем своя исконная фауна. Было несколько удивительно, что балтийская сельдь *салака* дала в Аральском море, куда ее пересадили, крупную по размерам, вполне жизнеспособную расу. Исключительный интерес представляет успешная акклиматизация дальневосточных лососей в водах Новой Зеландии и Южной Америки.

Все изложенное хорошо поясняет, какой огромной важности оружие приобретает человек для своего хозяйства, используя способность многих растений и животных давать массовое развитие в новом ареале, и сколь необходима теоретическая разработка проблемы акклиматизации для разумного использования этой способности.

БИОСФЕРА И БИОЦЕНОЗ

Большая заслуга в разработке учения о биосфере принадлежит академику В. И. Вернадскому (1863—1945). Сам термин был введен в науку немецким геологом Э. Зюссом (1831—1914) в 1875 г., однако понятие это не было им разработано и не было воспринято в науке.

Организмы и среда находятся в неразрывной связи. Невозможно представить себе организм вне среды обитания; каждый организм находится в определенной связи с другими организмами. Таким образом возникли понятия биотопа (от греч. «жизнь» и «место») и биоценоза (от греч. «жизнь» и «вместе»). Академик В. Н. Сукачев (1880—1967) для определения совокупности населения и среды создал понятие биогеоценоза. Биогеоценоз, по В. Н. Сукачеву,— участок поверхности, где на известном протяжении биоцена отвечающие ему части литосферы, гидросферы и педосферы[1] остаются однородными, тесно связанными между собой также однородными взаимодействиями и поэтому в совокупности образующими единый, внутренне взаимообусловленный комплекс.

Вся Земля в целом представляет собой биотоп высшего порядка, а все ее население — биогеоценоз также высшего порядка. Учение В. И. Вернадского о биосфере — одно из крупнейших естественнонаучных обобщений, к которому вполне применимы его же собственные слова: «Века и тысячелетия прошли, пока человеческая мысль могла отметить черты единого связного механизма в кажущейся хаотической картине природы». Биосфера Вернадского и есть такой «единый связный механизм». «Живое вещество биосферы,— говорит он,— единственной области планеты, закономерно связанной с космическим пространством, есть совокупность ее живых организмов, ее живого вещества как планетного явления». Все живое вещество в целом он рассматривает как единую, особую область накопления свободной энергии химических реакций в биосфере, превращения в нее световых излучений солнца. «Биосфера представляет собой определенную геологическую оболочку, резко отличную от всех других геологических оболочек нашей планеты... И это не только потому, что она заселена живым веществом, которое является огромного значения геологической силой, ее совершенно перерабатывающей, меняющей ее физические, химические и механические свойства. Но это единственная оболочка планеты, куда проникает заметным образом космическая энергия, ее еще более живого вещества изменяющая. Главным ее источником является солнце... Живое вещество проникает всю биосферу и ее в значительной степени создает».

Состав и структура живого населения биосферы и его роль в изменениях биосферы в настоя-

---

[1] *Литосфера* — внешняя сфера Земли, включающая земную кору и часть верхней мантии; *гидросфера* — совокупность всех водных объектов земного шара (океаны, моря, реки, озера, водохранилища, болота, подземные воды, ледники); *педосфера* — почва.

щем и геологическом прошлом составляет основное содержание науки геобиологии, которая вместе с геологией, геофизикой и геохимией должна осветить историю нашей планеты Земли.

Миллиарды лет назад на Земле появилась первая жизнь. Вероятно, это произошло на дне теплого мелкого моря в форме прототрофных[1] организмов. После долгого пути развития сложился современный «трехликий» круговорот органического вещества в биосфере: автотрофные (от греч. «сам» и «питание») организмы создают органическое вещество и при этом обогащают окружающую их среду кислородом, обеспечивая тем возможность существования гетеротрофных (от греч. «другой» и «питание») организмов, в свою очередь обогащающих среду углекислым газом, необходимым растительным организмам для существования.

Растительный мир как продуцент может быть противопоставлен животным организмам-потребителям — консументам (от лат. «потреблять»). Наконец, третий компонент этого круговорота веществ — микроорганизмы-редуценты (от лат. «разлагать»). Одни из них разлагают органические вещества, минерализуют их, другие ведут обратные процессы, создают более сложные соединения, пригодные для жизнедеятельности растений. Сотни миллионов лет назад из моря на сушу вышли первые растения, а до того, вероятно, поверхность суши была лишена жизни. Но к моменту выхода растений на сушу поверхность океана снабдила атмосферу кислородом и углекислым газом и создались условия, пригодные для развития жизни и на суше. Поверхность суши и пресные водоемы стали быстро заселяться растительными и животными организмами.

И растительный, и животный мир суши — это очень молодое образование по сравнению с населением океана, с историей развития, по крайней мере, в десять раз более короткой.

Жизнь в океане получила уже свое полное развитие, когда первые переселенцы только выходили на сушу. Завоевание суши и материковых водоемов шло двумя путями — прямо из моря в воздушную среду через прибрежную, осушную зону (см. дальше) и водным путем — из морской воды в пресную. Таким образом создавались основные части биосферы: древняя праматерь жизни — океан, воздушная среда, пресные воды и, наконец, наземные почвы. Эти четыре подразделения биосферы весьма различны по объему. Объем морей и океанов составляет 1370 млн. км^3, и он заселен, за очень немногими исключениями, весь от поверхности до наибольшей глубины (11 034 м в Марианской впадине).

Объем атмосферы, заселенной жизнью, над сушей, если принять ее мощность в 50 м (средняя высота древесного покрова), составляет не более 7 444 600 км^3, или $^1/_{183}$ часть объема океана. Объем почвенного слоя суши, пригодного для жизни, составляет около 100 тыс. км^3, т. е. $^1/_{13700}$ часть объема океана.

Материковые воды суши (реки, озера, водохранилища, подземные воды) имеют объем около 8 млн. км^3, или $^1/_{170}$ часть объема океана. Таким образом, моря и океаны составляют по объему около 98% всей биосферы.

Мы уже указывали, что большинство типов и классов животных, к которым относится 150 тыс. видов,— обитатели морей и океанов. Если не считать насекомых, создавших огромное видовое разнообразие (не менее 1 млн. видов), то воздушной среде и пресным водам свойственно всего около 80 тыс. видов животных, а пресным водам — около четверти этого числа. В биосфере имеются две природные среды, обладающие свойством плодородия,— вода и почва. В обоих средах минеральная основа насыщена продуктами жизнедеятельности бесчисленных предыдущих поколений растительных и животных организмов, находящихся на всех стадиях распада, минерализации и восстановления. Морские растения, даже прикрепленные ко дну, поглощают все нужные им вещества из окружающей их воды, а наземные — из почвы (за исключением углекислого газа). Однако это различие только кажущееся. Дело в том, что вся водная толща является аналогом почвы. Растение, целиком погруженное в водную толщу, не лишено света. В почву же погружена только корневая система растений, так как иначе они были бы лишены света. У наземных растений развиваются стеблевая и древесинная части, выносящие листья к свету.

Крупные биотопы делятся на более мелкие, второго, третьего, четвертого, пятого и т. д. порядка вплоть до самых мелких. Верхняя и нижняя листовая поверхность погруженного в воду растения, его стебель — это также мелкие биотопы, но каждому из них свойствен свой набор животных, свой биоценоз. Так же как и биотоп, биоценозы могут иметь все более и более дробный характер. Одну из самых простых форм биоценоза представляет популяция — совокупность особей, состоящая лишь из одного вида. Иногда биоценоз состоит из 2—3 видов. В качестве примера такого олигомикстного (от греч. «малый» и «составленный»), т. е. составленного из малого числа компонентов биоценоза, можно привести население пересоленных озер (Баскунчак, Кара-Богаз-Гол и др.). В этот биоценоз входят только два организма — жгутиковая водоросль Dunaliella, продуцирующая ор-

---

[1] *Прототрофные организмы* — микроорганизмы, развитие которых происходит за счет перевода одних неорганических соединений в другие. К ним относятся серобактерии, железобактерии и др.

ганическое вещество, и питающийся им рачок Artemia.

Олигомикстные биоценозы соответствуют обычно уклоняющимся от нормальных условий (аномальным) биотопам либо по температуре, либо по солености, либо по другому фактору среды. Олигомикстные биоценозы мы встречаем в пещерах, в глубинах океана, на вершинах гор. Обычно в нормальных условиях биоценозы состоят из нескольких десятков или даже сотен видов. Их называют полимиксными (от греч. «много» и «составленный»).

Организмы, входящие в состав биогеоценоза, связаны друг с другом (биотические факторы) и со средой обитания (абиотические факторы) сложной системой связей: хищник — жертва, паразит — хозяин, конкуренция за пространство, пищу, кислород и т. д. Единым местообитанием нередко бывают связаны организмы, наименее зависимые друг от друга.

Биоценоз можно определить как совокупность организмов, населяющих определенную часть биосферы и использующих ее для питания, роста и размножения.

Изучением сложной системы отношений организмов друг с другом и с внешней средой занимаются науки экология и биоценология. Принято различать два ее раздела — аутэкологию и синэкологию, иначе говоря, систему связей организма с абиотической средой и систему связей организмов между собой. Однако нельзя разделять эти две системы связей, поскольку отдельный организм представляет собой только элемент биотической среды, от которой во многом зависит и вместе с которой претерпевает изменения. Это, однако, не значит, что отдельный организм не воспринимает непосредственно факторы абиотической среды — температуру, соленость, влажность и т. д. Но биотическая система в определенной степени контролирует, а часто определяет реакции организма на эти факторы.

К четырем указанным подразделениям биосферы можно добавить еще несколько крупных и характерных биотопов с особыми более или менее резко отличными условиями существования. Среди морских вод можно выделить еще воды промежуточной солености, или солоноватые, а среди пресных вод — подземные воды. Среди биотопов воздушной среды можно также выделить почву и пещеры. Совсем особняком надо поставить существование внутри тела другого животного, или паразитическое существование. Таким образом, можно выделить 10 биотопов, каждый из которых в свою очередь может быть подразделен на биотопы второго и третьего порядка (см. табл. ниже).

Группа биотопов	Основные биотопы	Подразделения, их объем в км³	
Свободное существование	Водная среда	Морские воды, 1 370 000 000	Полносоленая морская вода Солоноватые воды Морские грунты
		Пресные воды (не считая материковых льдов), 8 300 000	Наземные воды суши, 4 000 000 Подземные воды, 4 000 000
	Воздушная среда	Открытые материковые воздушные биотопы, 7 440 600	Лес, степь, поле, пустыня и т. д.
		Скрытые воздушные биотопы	Наземные почвы, 149 000 Пещеры
Паразитическое существование	Тело других организмов		Тело животных Тело растений

Как видно из приведенной таблицы, самый обширный биотоп — это океаны и моря, причем 90% объема этого биотопа существует в условиях полного мрака, а 75% — при давлении свыше 100 атм. Океанские глубины с давлением свыше 400 атм (глубже 4 тыс. м) составляют объем около 1 млрд. км³. Этот самый крупный биотоп биосферы представляет собой огромную барокамеру, в которой жизнь существует уже миллиарды лет.

Вертикальные подразделения океана и его население резко отличаются от подразделений воздушной среды. Как уже указывалось, океан заселен от поверхности до наибольших глубин. Распределение жизни в океане связано прежде всего с вертикальнозональным расчленением ложа океана (рис. 10).

Каждой зоне свойствен свой характер растительного и животного населения. У берегов в связи с наличием в открытых морях явлений приливов и отливов выделяют так называемую осушную зону, или литораль (от лат. «берег»). Иногда амплитуда приливо-отливных колебаний достигает 15—17 м, но обычно измеряется 1—2 м или даже сантиметрами. Моря, слабо связанные с открытым океаном, как Средиземное, Черное и Азовское, лишены ощутимых приливо-отливных колебаний. Литоральная фауна состоит в основном из *червей*, *моллюсков* и *ракообразных*, способных находиться один или два раза в сутки в воздушной среде: черви зарываются в грунт, моллюски и «морские желуди» плотно закрывают свои створки.

Некоторое количество видов литоральных животных может забираться даже выше линии прилива (например, *ракообразные*) и пребывать в воздушной среде, довольствуясь заплесками или даже брызгами волн. Их именуют супралиторальными (от лат. «вверху» и «берег»). От самого низкого уровня до 200—400 м (для

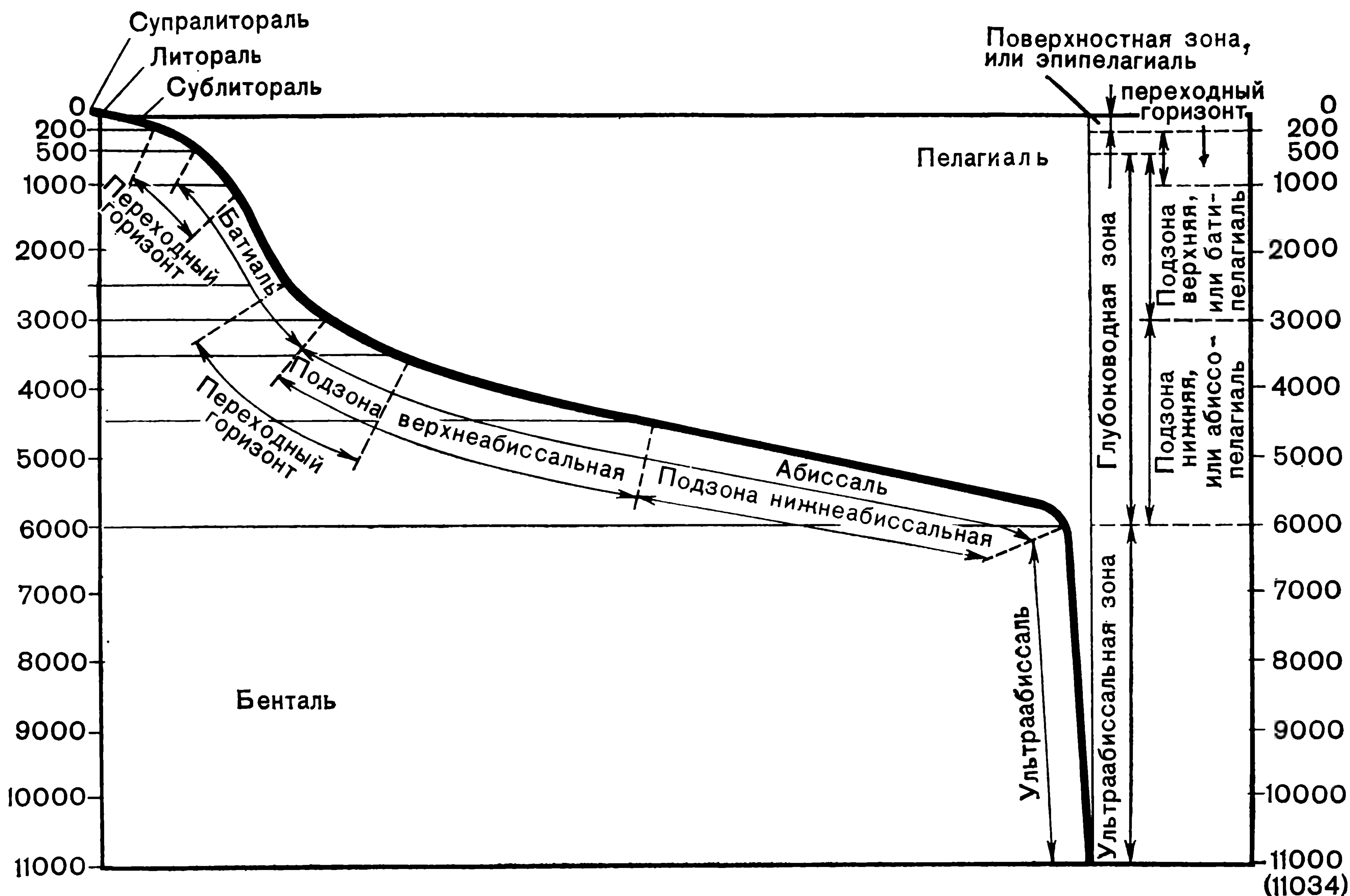


Рис. 10. Вертикальное расчленение ложа океана и основные биотопы.

разных морей) на так называемом континентальном склоне располагается сублитораль, самая густо населенная наряду с литоралью растениями и животными морская зона. В этой зоне расположены и самые обильные рыбопромысловые угодья.

Глубже, до 2500—3000 м, идет батиаль (от греч. «глубина»), или материковый склон, а еще ниже расположена самая обширная часть океанского дна, или ложе океана — абиссаль (от греч. «морская» и «пучина»). Она занимает около $^4/_5$ всего дна океана. С переходом в батиаль и абиссаль фауна беднеет и качественно и количественно. Вместо 150 тыс. видов животных сохраняется всего несколько тысяч, а плотность населения с сотен и тысяч граммов на квадратный метр дна падает до нескольких сот или даже десятков миллиграммов. Наконец, глубоководные впадины, которые занимают едва 1% площади океанского дна и названы ультраабиссалью, имеют самый бедный по количеству видов состав фауны (две-три сотни видов).

Соответственным образом подразделяется и толща океанских вод — пелагиаль (от греч. «открытое море»). Самый верхний слой — эпипелагиаль, или эвфотическая (от греч. «хорошо, по-настоящему» и «свет») зона,— зона развития водорослей, продуцирующая органическое вещество для всей толщи океана. Батиали в пелагической зоне соответствует батипелагиаль, а абиссали — абиссопелагиаль. Каждой вертикальной зоне соответствуют особый состав населения и особый набор свойственных ему биологических и морфологических особенностей (окраска, органы чувств, способы размножения и т. п.). Многие считают, что абиссальной фауне свойственна бóльшая геологическая древность и определяемая этим примитивность строения.

Распределение жизни во всех указанных выше средах зависит от факторов среды, причем они различны для разных биотопов. В воздушной среде огромное определяющее значение имеет фактор влажности, а в водной среде он отсутствует, но зато в воздушной среде, за очень редкими исключениями, не имеет места дефицит кислорода и наличие некоторых других газов, а в водной среде газовый состав приобретает часто первостепенное значение (например, в глубинах Черного моря, зараженных сероводородом). В на-

земной среде соленость редко приобретает определяющее значение (подсоленные почвы), и то только для скрытых биотопов (почвы, пещеры), а в водной среде это один из наиболее значимых факторов. Фактор давления проявляется по-разному в воздушной среде и в морской. В первом случае давление может быть ниже 1 атм, а в морской среде значительно превышать ее (до 1100 атм).

Распределение температуры и света имеет и в водной, и в воздушной среде первостепенное значение. Колебания температуры в водной среде имеют гораздо меньшую амплитуду, чем в воздушной. Морская среда вообще характеризуется устойчивостью режима и слабыми колебаниями (сезонными, суточными и локальными) факторов среды, а воздушная среда — резкими и сильными. Поэтому иногда моря называют царством однообразия, противопоставляя их воздушной среде как царству разнообразия.

Сезонные и суточные колебания в световом режиме одинаковы для открытых биотопов суши и моря, с тем различием, что в океанах 90% водной массы существует в полном мраке, а в воздушной среде это имеет место только в скрытых биотопах (почвы, пещеры и подземные воды), составляющих малую долю биотопов воздушной среды.

Между столь удаленными друг от друга биотопами, как глубины океана, пещеры и подземные воды и почвы (как морские, так и наземные), существует сходство в некоторых факторах среды. Их сближает отсутствие света, очень слабые колебания температуры (а иногда и отсутствие их) и, кроме того, отсутствие дефицита влажности. Эти черты сходства обусловливают и сходство в ряде признаков, свойственных населяющим их животным: ослабление или утеря органов зрения, развитие органов осязания, депигментация, замедленные темпы филогенетического развития и т. п.

Население водной среды по характеру поведения и распределения в его водной массе можно разделить на ряд биологических групп, а именно планктон, бентос и нектон. П л а н к т о н о м (от греч. «парящий, носящийся туда-сюда») называют всю совокупность мелких организмов, лишенных активных органов передвижения и как бы парящих в воде (рис. 11). Они перемещаются вместе с водными массами. Это, впрочем, правильно в отношении только части планктонных организмов, так как многие из них способны совершать суточные вертикальные миграции в сотни метров.

Планктон включает растительные организмы (ф и т о п л а н к т о н) и животные (з о о п л а н к т о н). В морском фитопланктоне особенно видное место занимают одноклеточные водоросли — *диатомовые*, *перидиниевые*, *сине-зеленые*, *жгутиковые*, а в зоопланктоне — *форами-*

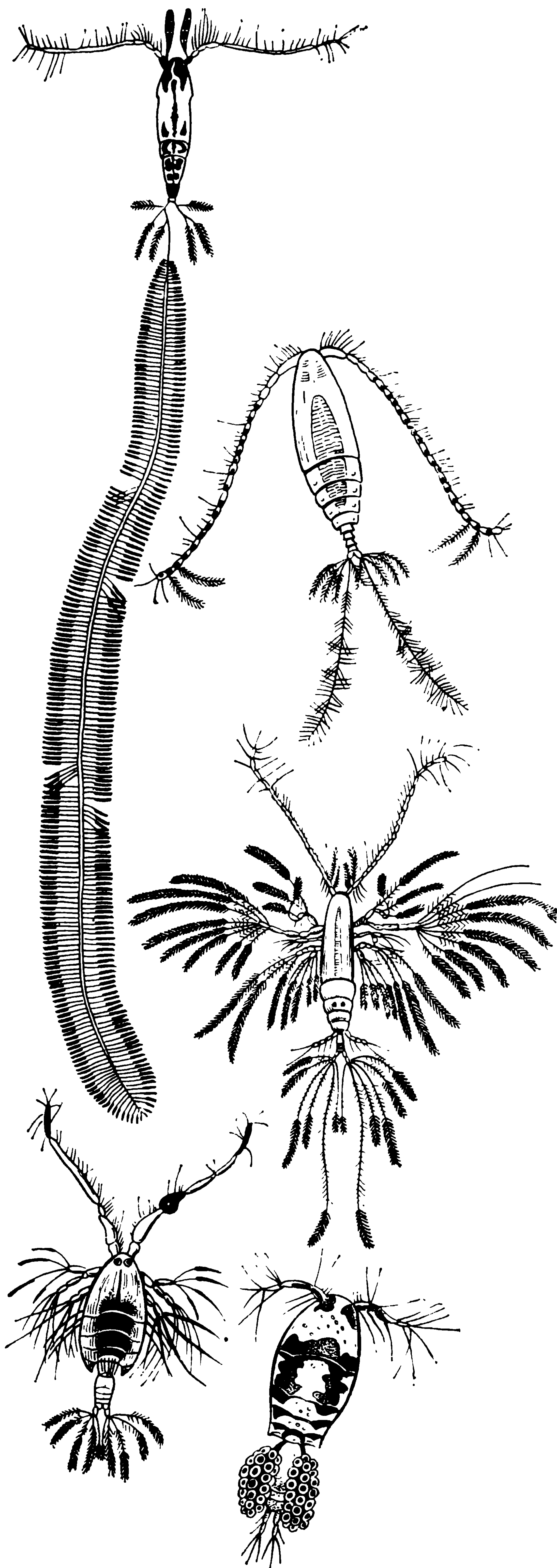


Рис. 11. Планктонные веслоногие ракообразные.

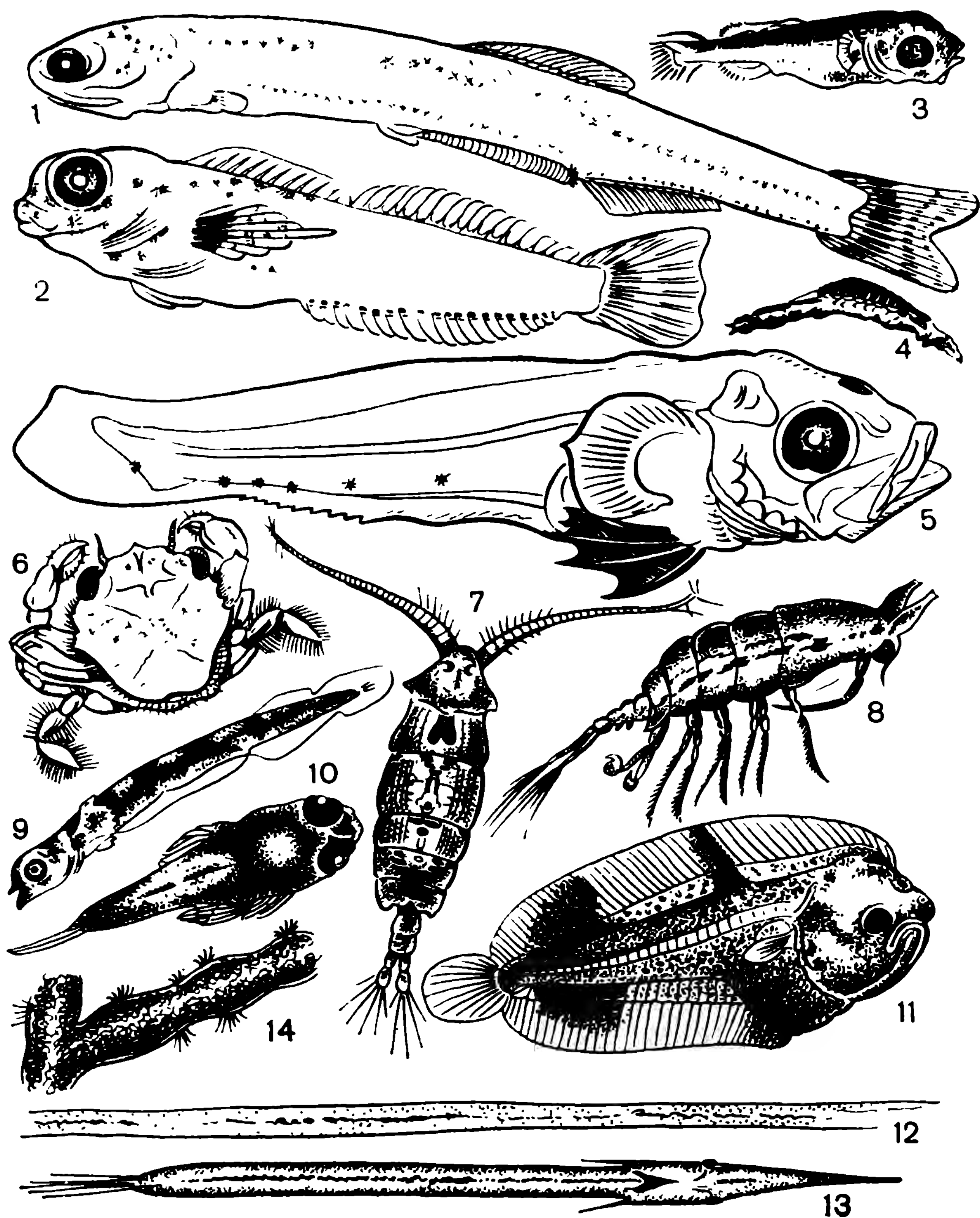


Рис. 12. Организмы гипонейстона:

1 — личинка хамсы; *2* — личинка Blennius; *3* — личинка кефали (остроноса); *4* — равноногий рачок Idothea stephenseni на кусочке плавника; *5* — личинка Trachinus; *6* — молодой крабик Portunus; *7* — Pontella mediterranea; *8* — Anomalocera patersoni; *9* — личинка саргона; *10* — малек Callionymus; *11* — малек Solea; *12* — обрывок Zostera marina; *13* — малек саргона; *14* — обрывок бурой водоросли Cystoseira barbata.

ниферы и *радиолярии* из одноклеточных, а из многоклеточных — *кишечнополостные* (*медузы*, *ктенофоры*, *сифонофоры*), некоторые группы *червей* и *оболочниковых*, *ракообразные* и разнообразные личинки *беспозвоночных животных* и *рыб*.

Кроме того, среди населения моря выделяют еще несколько биологических групп — плейстон, нейстон, гипонейстон. Плейстон — это группа организмов, держащаяся полностью или частично на поверхности воды, использующая в качестве опоры поверхностную пленку натяжения. Замечательными примерами плейстонных организмов являются некоторые *гидрозои*, как *парусница* (Velella) или *физалия* (Physalia), так называемый «португальский военный кораблик». Они поднимают над поверхностью воды гребни своих пневматофоров, выполняющих роль паруса. Нейстон — это обитатели поверхностной пленки, а гипонейстон — совокупность организмов, скопляющихся под пленкой поверхностного натяжения в нескольких верхних сантиметрах воды. Здесь собираются часто в огромном количестве икра рыб, различные личинки и некоторые другие планктонные организмы (рис. 12).

Бентос (от греч. «придонный») — совокупность организмов, ведущих придонный образ жизни. Как и для планктона, различают фитобентос (*водоросли*) и зообентос, в состав которого входят *фораминиферы*, разнообразные *губки*, *кишечнополостные*, *черви*, *моллюски*, *ракообразные*, *мшанки*, *плеченогие*, *иглокожие*, *асцидии*, некоторые *рыбы* и др.

Но в морях и пресных водоемах живет еще одна группа более крупных организмов, хороших пловцов. Их называют нектоном (от греч. «плавающий») и относят к ним *рыб*, *морских млекопитающих* и *кальмаров*.

Океаническая фауна существует при солености, близкой к $35^0/_{00}$ (3,5%). В экваториальной зоне на поверхности она повышается до $36^0/_{00}$, в Северном Ледовитом океане понижается до 33—$34^0/_{00}$ (также в поверхностном слое). В Средиземном море и особенно в Красном море и Персидском заливе вследствие сильного испарения и малого речного стока соленость повышается до 37—$38^0/_{00}$. Все указанные колебания солености не сказываются заметным образом на составе фауны, который определяется в основном температурой. Это не относится, однако, к некоторым окраинным полузамкнутым морям северного полушария, обильно снабжаемым речной водой и в силу этого имеющим пониженную соленость. Такие моря характерны для окраин Евразии — Балтийское, Белое, южные части сибирских морей — Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского, а также Черное, Азовское и Каспийское. Все эти моря имеют пониженную соленость — в Белом море 24—$30^0/_{00}$, в Балтийском около $8^0/_{00}$ в Черном, в верхних слоях, населенных жизнью, около $18^0/_{00}$, в Азовском 10—$12^0/_{00}$, в Каспийском 5—$13^0/_{00}$. Соленость Белого и Черного морей еще не меняет характера фауны, но только обедняет ее.

В Средиземном море обитает 7—8 тыс. видов животных, а в Черном — только около 1500. В Баренцевом море фауна состоит из 2500 видов, а в Белом — всего около 1000. Основная часть Азовского моря тоже заселена фауной средиземноморского типа, но в самых опресненных уголках (заливы, лиманы, устья рек) Черного, Азовского, Белого, сибирских морей к наиболее эвригалинной фауне морского типа примешивается особая солоноватоводная фауна.

В Балтийском и Каспийском морях солоноватоводная фауна имеет основные ареалы своего распространения. Характерная ее особенность в том, что она не распространяется в воды морской солености, распространена в малой степени в пресных водах и имеет реликтовый характер. Мы уже указывали, что морская и пресноводная фауна в основном имеют разный состав и сущест-

вуют раздельно, подавляющее количество групп совсем лишено способности проникать в чуждую им среду, даже за геологически длительные периоды. Только рыбы и некоторые крабы обладают способностью существовать и в морской и в пресной воде, правда, в разные периоды своей жизни. На Севере и Дальнем Востоке — это *лососевые*, *сиговые* и *корюшковые* рыбы, а в наших южных морях — *сельди*, *осетровые*, *судак* и многие другие. Однако такое проникновение совершается и у других групп животных — известны пресноводные *губки*, *кишечнополостные*, *мшанки*, *полихеты*, *крабы*, *морские коловратки*, *олигохеты*, *пиявки* и др. Но когда и каким образом произошло проникновение этих животных в пресные воды, мы не знаем.

Гораздо яснее вопрос о происхождении солоноватоводной фауны. Ее генезис связан с палеогеографическими изменениями в судьбе тех водоемов, где она зародилась. Вообще солоноватоводная фауна имеет морской генезис, а формировалась она тогда, когда морские водоемы вместе с населявшей их фауной подвергались медленному геологически длительному процессу опреснения. Большинство видов морской фауны при этом процессе вымирало, но некоторая часть, главным образом из *рыб* и *ракообразных*, приспосабливалась к существованию в воде малой солености (3—4—5—8‰), и, что замечательно, животные теряли при этом способность к возврату в морские воды полной солености.

Обширные полузамкнутые и замкнутые водоемы малой солености в третичное время создавались на месте современных Черного и Каспийского морей, а на севере в области Полярного бассейна — в ледниковое и послеледниковое время. Эти бассейны и оставили реликтовую солоноватоводную фауну. У морских побережий в мелком песке обнаружена разнообразная псаммофильная (от греч. «песок») фауна, иначе называемая интерстициальной (от лат. «промежуток»). Эта микроскопическая фауна, обитающая в пустотах между песчинками, включает *инфузорий*, *турбеллярий*, *нематод*, *коловраток*, *ракообразных*.

Пресноводная фауна по составу существенно отличается от морской, в ней отсутствуют наиболее характерные морские группы животных и преобладают в планктоне *низшие ракообразные* и *коловратки*, а в бентосе — личинки *насекомых*, *брюхоногие моллюски* (главным образом из подкласса *легочных*), *двустворчатые моллюски* (из семейства *унионид*), *олигохеты*, *пиявки*, некоторые *ракообразные* (*ракушковые*, *бокоплавы*, *водяной ослик*), *амфибии* и некоторые другие. Обычны в пресных водоемах также пресноводные губки семейства Spongillidae (*бодяги*), *гидры*, *мшанки*. Имеются и такие редкие формы, как пресноводные *медузы* и *полихеты*.

Рыбное население пресных водоемов не столь разнообразно, как морских, однако достаточно богато. Особенно выделяются разнообразием *карповые рыбы*. Особый тип пресных водоемов представляют подземные и пещерные воды с наиболее характерными для них некоторыми ракообразными. Встречаются в подземных водах и позвоночные: в балканских пещерах известна хвостатая слепая амфибия *протей*, а в пещерах Северной Америки — *слепые рыбы*.

Переходя к основным биотопам воздушной среды, можно прежде всего выделить население почвы, или эдафон. Состав эдафона весьма разнообразен, в него входят *корненожки*, *инфузории*, *нематоды*, *олигохеты*, огромное количество *насекомых*, *клещей* и мелких *млекопитающих*, а также растения. Свободная воздушная среда также может быть разделена на ряд основных биотопов, каждому из которых свойствен свой набор животных, — пустыня, степь, лес (болото, тундра, высокие горы).

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ОБЛАСТИ ОКЕАНА И СУШИ

Фаунистическое районирование океана и материков имеет сходные черты, но также и резкие различия. Сходство обусловливается общей температурной географической зональностью, одинаково воздействующей на распределение и морских и наземных животных. Различия являются следствием целостности Мирового океана и разобщенности материков. Материковые массивы — американский, европейско-африканский и азиатско-австралийский — имеют меридиональную протяженность и в южном полушарии разделены огромными океаническими просторами. Океаны также разделены материками, но не полностью. Полностью (если не считать Панамского и Суэцкого каналов) разобщены только фауны северного умеренного пояса и тропической зоны Атлантического и Тихого океанов: на севере — холодными арктическими морями, на юге — слишком теплым режимом тропического пояса, а тропическая фауна — холодными водами умеренной зоны южного полушария. Тем не менее океанические фауны, атлантическая и индо-тихоокеанская, обладают сходством в гораздо большей степени, чем материковые (Южной Америки, Африки и Австралии).

В океане различают десять зоогеографических областей: Арктическую; Атлантическую и Тихоокеанскую бореальные; Западноатлантическую, Восточноатлантическую, Индо-Вестпацифическую и Восточнотихоокеанскую тропические; Магелланову и Кергеленскую нотальные и Антарктическую. Арктическая об-

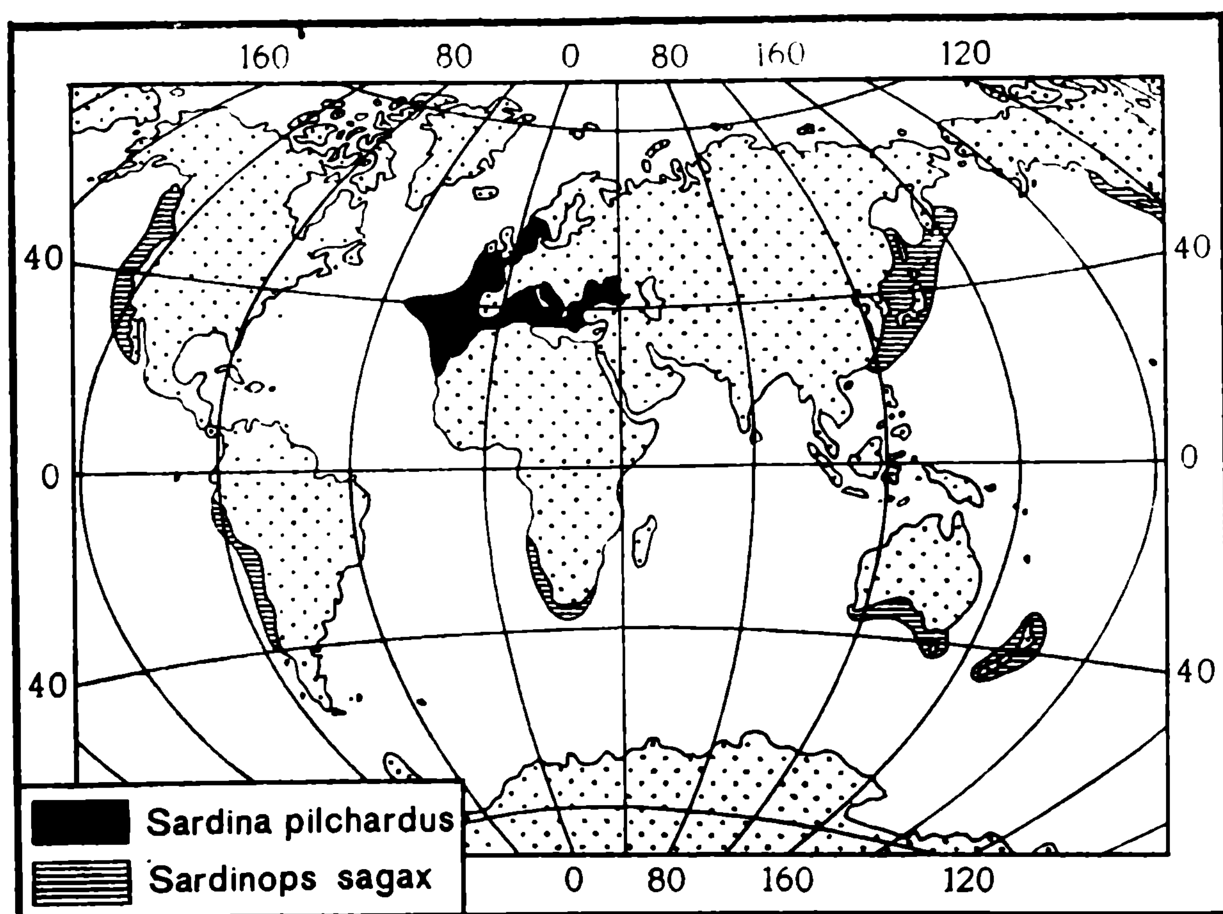


Рис. 13. Биполярное распространение сардин.

ласть относится к арктической широтной зоне, которую делят на высоко- и низкоарктическую подзоны. Обе бореальные области принадлежат к бореальной зоне, ее также делят на высоко- и низкобореальную подзоны. К тропической зоне, объединяющей четыре тропические области, с севера и юга примыкают субтропические зоны, северная и южная. Обе зоны относятся к нотальной зоне, ее называют также южной умеренной или субантарктической. Антарктическая область относится к антарктической зоне с высоко- и низкоантарктической подзонами (цв. карта 1). Области делятся на провинции, а провинции — на округа, иногда выделяют подобласти. Некоторые участки Мирового океана имеют население переходного характера. Так, Средиземноморская провинция, занимающая все Средиземное море,— промежуточная между Атлантической бореальной и Восточноатлантической тропической областью. Промежуточное положение между Индо-Вестпацифической тропической и Кергеленской нотальной областью занимают Тасманийская и Южноновозеландская провинции; переходный характер носит мелководное население Среднего Чили. Все эти подразделения применимы лишь к населению прибрежной зоны океана и шельфа. Чем глубже, тем больше упрощается картина, и зоогеографическое деление ложа океана и сверхглубоководных желобов совершенно отлично от зоогеографического деления шельфа. Существенно различается также зоогеографическое деление для пелагической и донной фауны. Для пелагических организмов наибольшее значение имеет широтная зональность. В частности, тропическая и нотальная зоны населены однородной фауной и не делятся на области.

Невозможно для океанической и наземной фауны создать единые зоогеографические подразделения, в силу того что факторы среды, обусловливающие распределение морских и наземных животных, в значительной части различны, о чем уже говорилось выше. Различно также палеогеографическое и палеоклиматологическое прошлое океанов и суши. Так, Северная и Южная Америки почти до конца неогенового периода кайнозойской эры были разобщены, а Атлантический и Тихий океаны в самом конце его на короткое время соединялись широким проливом. В начале кайнозойской эры в широтном направлении в тропическом поясе через Европу и Азию тянулся огромный океан Тетис, перекрывавший и наши южнорусские моря. Иная картина наблюдалась в северной части Тихого океана. Еще недавно северо-восточное окончание Азии было соединено широкой сухопутной связью с северо-западной частью Северной Америки. Австралийская фауна резко отлична от фауны Евразии, и причиной этого был глубокий и геологически длительно существовавший, хотя и неширокий, пролив между двумя островами Малого Зондского архипелага — Бали и Ломбоком, который оказался непреодолимым в течение долгого геологического периода для высших млекопитающих Азии. Поэтому млекопитающие и остались в Австралии на уровне развития сумчатых.

Для наземной фауны различают от шести до девяти областей (цв. карта 2): Палеоарктическую (Европа, Средняя и Северная Азия и северная часть Африки), соответствующую ей Неоарктическую (Северная Америка). Палеоарктическая и Неоарктическая области (объединяемые в Голарктическую) простираются далеко на юг, до 20° с. ш., и делятся на семь подобластей. Экваториальный материковый пояс занят Неотропической (Южная Америка), Эфиопской (Средняя и Южная Африка), Индо-Малайской (Юго-Западная Азия) и Австралийскими областями, в состав которых входят 14 подобластей. Антарктика занята единой Кругоантарктической областью.

Одна из наиболее крупных закономерностей в распределении современной фауны, определяемой палеоклиматологическим прошлым, — это явление биполярности. В умеренных зонах обоих полушарий, в бореальной и нотальной зонах наблюдается частичное сходство систематического состава и ряда биологических явлений для наземной и особенно морской фауны и флоры. Очень хорошим примером может быть географическое распространение сардин (рис. 13). Биполярные ареалы имеют несколько сотен видов различных групп фауны и флоры.

Соединению ареалов биполярных форм препятствует высокая температура тропической зоны, но поскольку в ледниковое время температура тропической зоны была несколько ниже современной, особенно на востоке Атлантического и Тихого океанов, то северные формы могли прони-

кать на юг, а южные — на север. Последующее потепление разорвало их первоначально сплошные ареалы. Такое объяснение и было дано академиком Л. С. Бергом (1876—1950). Он же указывает, что, помимо этого недавнего периода возникновения биполярности, имеются и более древние источники биполярности — остатки ледниковых периодов более древних геологических эпох.

Биполярность сказывается не только на систематическом составе, но и на биологических и экологических особенностях: размерах тела, темпе роста, жирности, явлениях живорождения, биоценотических связях и многом другом. К явлениям биполярности тесно примыкают и поширотные различия в качественном разнообразии. В тропической зоне видовое обилие значительно больше, чем в высоких широтах: море Лаптевых населяют 400 видов животных, Карское море — 1200, Баренцево — 2500, Северное море — 3—4 тыс., Средиземное море — 6—7 тыс., а Малайский архипелаг — около 40 тыс. видов. В тропической зоне одних крабов насчитывается свыше 700 видов, а в Арктической области — всего 2—3 вида. *Мадрепоровых кораллов* в тропической зоне свыше 2500 видов, а в Арктике — ни одного. *Моллюсков* соответственно — 6000 и 250 видов (для Баренцева моря). То же самое наблюдается и в наземной фауне и флоре.

До соединения Южной и Северной Америки, в конце неогенового периода, тропическая фауна прилежащих частей Атлантического и Тихого океанов была единой. После образования Панамского перешейка, несмотря на значительное сходство условий существования по обе стороны от него, изолированные друг от друга фауны пошли по самостоятельному пути развития, а за прошедшие 3—5 млн. лет в них сформировалось около половины новых подвидов и видов.

ОХРАНА И ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ ЖИВОТНОГО МИРА

В последние годы все большее число видов и подвидов животных сокращаются, оказываются под угрозой исчезновения или совсем исчезают.

Исчезновение некоторых видов происходит (и происходило в прошлом) в результате естественной эволюции. С момента появления человек оказывает воздействие на животный мир, и тем большее, чем более возрастает его техническая вооруженность. В последние десятилетия антропогенный фактор стал главной причиной снижения численности и уничтожения видов.

В прежние времена основной урон живой природе человек наносил прямым уничтожением организмов. В последнее время все большее отрицательное значение приобретает косвенное воздействие человека на организмы — при изменении среды их обитания до такой степени, что они не могут более находить для себя необходимых условий существования.

Всемирная стратегия охраны природы выделяет несколько ведущих факторов, угрожающих в настоящее время позвоночным животным: разрушение или деградация их местообитаний (этому фактору подвержены 153 вида млекопитающих); переэксплуатация (121 вид); влияние интродуцированных видов (14 видов); потеря или ухудшение кормовой базы (20 видов); уничтожение позвоночных для защиты сельскохозяйственных растений, объектов промысла (17 видов); случайная добыча (7 видов). Можно назвать и другие причины вымирания отдельных популяций животных: низкая плотность населения, распадение сплошного ареала на небольшие редкие участки, ограничение возможностей расселения, инбридинг, потеря гетерозиготности, гибридизация, хищничество, болезни, изменчивость среды.

Прямому истреблению со стороны человека подверглась *морская корова* — огромное морское млекопитающее с длиной тела до 10 м, представитель отряда *сирен*. Морские коровы были открыты русским естествоиспытателем Г. В. Стеллером (1709—1746) в прибрежных водах Командорских островов в 1741 г. Малоподвижные, уже от природы ручные, как писал Г. В. Стеллер, морские коровы были истреблены промысловиками всего через 27 лет после открытия на о. Беринга. На о. Медном они были уничтожены еще раньше. Человечество потеряло уникальный вид млекопитающего, а кроме того, и возможность иметь одомашненное морское животное, способное обитать в суровых северных морях. *Квагга* — небольших размеров зебра — в большом числе населяла Южную Африку. Белые поселенцы посчитали квагг конкурентами домашнему скоту и стали безжалостно истреблять их. К 1840 г. квагги исчезли из Капской провинции, а к 1870 г. в диком состоянии их не осталось совсем. Последняя квагга умерла в 1883 г. в Амстердамском зоопарке.

Драматична история истребления в Северной Америке *странствующего голубя*. Это была одна из самых многочисленных птиц востока Северной Америки — от Южной Канады до Виргинии и Миссисипи. Только в Висконсине в 1871 г. в колониях странствующего голубя насчитывали не менее 136 млн. особей. Уже в начале XVII в. белые переселенцы начали истреблять странствующих голубей. Результат сказался скоро. Странствующие голуби стали редкими, а в 1899 г. была убита последняя особь. В 1914 г. последняя голубка умерла в Цинциннатском зоопарке. Вид перестал существовать. Можно привести и много других примеров: огромные *туры*, *дикие быки*,

дикие лошади — *тарпаны*, гигантские голуби — *дронты* и др.

Почему человека тревожит ускоряющийся процесс снижения численности многих видов организмов и исчезновение некоторых из них? Нормальное функционирование экосистем связано с существованием всего многообразия видов, населяющих эти биогеоценозы и установивших между собой определенные взаимоотношения в результате длительной эволюции. Нарушение сочетания видов, исчезновение хотя бы некоторых из них может вызвать разрушение самой экосистемы. Уничтожение многих естественных экосистем неизбежно повлечет нарушение функций биосферы в целом, что поставит под угрозу уничтожения само человечество. Это один из серьезнейших доводов в пользу необходимости сохранения всех видов организмов нашей планеты. Но он далеко не единственный.

Человек одомашнил лишь незначительное число видов диких животных. Утрата многих видов лишит человека возможности проводить одомашнивание в будущем, использовать эти виды для гибридизации. В последние десятилетия происходит гигантская концентрация человеческого населения в городах. Жизнь людей в крупных городах создает у них перегрузки нервной системы. Стресс успешно снимается при выездах горожан даже на короткое время в природу. Существование рекреационных экосистем, максимально приближенных к естественным, невозможно без сохранения всего многообразия видов животных. Велико эстетическое значение животных. Воспитание подрастающего поколения невозможно без знакомства с многообразием животного мира. Трудно переоценить ценность животных для разных отраслей фундаментальной и прикладной наук.

Одна из первых задач в деле сохранения видов — установить факт, что данный вид находится в угрожаемом состоянии. Подчас это нелегко определить, особенно выявить степень угрозы. С одной стороны, какой-либо вид может быть малочисленным и иметь малую плотность населения изначально. Это его нормальное состояние, и вымирание ему не угрожает. С другой стороны, вид может быть очень многочисленным, но особенности биологии ставят его существование под угрозу. Например, серая ночница (Myotis grisescens), обитающая в США, имеет большую численность — несколько более 1,5 млн. особей. Тем не менее этот вид считается под угрозой исчезновения, так как около 95% всех серых ночниц зимует всего в девяти пещерах, причем половина из них — в одной пещере. Таким образом, существует реальная опасность, что в результате случайности вид может быть уничтожен. Однако калифорнийский благородный олень (Cervus elaphus nannodes) численностью всего в 800 голов считается вне угрозы исчезновения. Дело в том, что численность этого оленя возрастает, а стада размещены в 13 различных географических точках. В случае гибели одного или нескольких стад оставшихся особей будет достаточно для восстановления их численности.

При определении первоочередности природоохранных мер Всемирная стратегия охраны природы рекомендует руководствоваться размером возможных потерь генетического фонда. Если все другие условия равны, то вид, единственный в отряде, должен иметь преимущество в порядке очередности мер охраны перед видом, единственным в семействе и тем более в роде. Исчезающий вид должен иметь приоритет в деле охраны перед исчезающим подвидом. Вид, которому угрожает исчезновение по всему ареалу, должен иметь преимущество в его охране перед видом, находящимся в угрожаемом положении лишь в части ареала (или в одной стране). Поэтому виды, занесенные в Красную книгу Международного союза охраны природы (МСОП), имеют преимущество перед видами, занесенными в национальные Красные книги, а виды Красной книги СССР — перед видами Красной книги отдельных союзных республик.

Очень важно для сохранения вида знать минимальный уровень его численности, при котором он еще может существовать, но ниже которого исчезнет. Предполагают, что для сохранения генетического разнообразия популяции ее эффективная численность должна достигать по меньшей мере 500—1000 особей. Минимальная численность, необходимая для выживания, неодинакова у разных видов, что зависит от особенностей их биологии.

Следует иметь в виду, что для обеспечения нормального хода эволюционного процесса, предполагающего возможность возникновения на базе данного вида новых видов, его численность должна быть значительно выше.

Для сохранения редких и исчезающих видов необходимо предпринимать комплексные меры. Один из первых шагов — принятие законодательного акта, запрещающего добычу данного вида или действия, которые могут привести к его уничтожению. Важнейшим этапом в улучшении охраны редких животных в СССР был Закон об охране и использовании животного мира, принятый 25 июня 1980 г. В разделе III этого Закона перечисляются меры охраны, в частности:

— установление правил и норм по охране, рациональному использованию и воспроизводству животного мира;

— установление запретов и ограничений в использовании животного мира;

— охрана среды обитания, условий размножения и путей миграции животных;

— предотвращение гибели животных при осуществлении производственных процессов;

— создание заповедников, заказников и выделение других особо охраняемых территорий;

— разведение в неволе редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных;

— оказание помощи животным в случае заболеваний, угрозы их гибели при стихийных бедствиях и вследствие других причин;

— организация научных исследований, направленных на обоснованную разработку мер по охране животного мира;

— воспитание граждан в духе гуманного отношения к животному миру;

— пропаганда охраны животного мира средствами массовой информации.

Во исполнение Закона об охране и использовании животного мира Совет Министров СССР постановил (1983 г.) запретить на всей территории СССР добывание животных и растений, занесенных в Красную книгу СССР. За ущерб, принесенный этим животным и растениям незаконными действиями, взимается денежный штраф.

Разъяснительная и пропагандистская работа среди населения в деле охраны природы, в частности животного мира, имеет огромное значение. Общества охраны природы, которые в нашей стране имеются в каждой республике и объединяют многие миллионы людей, предпринимают в этом направлении важные усилия.

Никакие мероприятия в деле охраны природы, животных не могут быть разработаны, если биология конкретных видов, которые нуждаются в охране, не будет достаточно изучена. Поэтому роль науки и ученых в деле охраны живой природы чрезвычайно высока. Для каждого охраняемого вида должна быть разработана научно обоснованная программа по его сохранению и увеличению численности. Такая программа, в частности, может включать организацию подкормок в неблагоприятное время года, уничтожение интродуцированных хищников или конкурентов в питании, регуляцию численности аборигенных хищников, размножение в неволе и выпуск в природу. При увеличении численности охраняемого вида в большинстве случаев целесообразен отлов в природе и реакклиматизация вида в местах его прежнего ареала.

Программы по охране конкретного вида могут быть реализованы наилучшим образом, если территория, на которой обитает вид (или хотя бы часть его), объявляется заповедником, национальным парком или заказником. Только при условии комплексного сохранения среды обитания вида имеется реальная возможность его выживания.

В СССР в настоящее время имеется более 150 заповедников, в том числе и биосферных, заповедно-охотничьих хозяйств и национальных парков общей площадью примерно 14 млн. га. К сожалению, они подчинены различным ведомствам, что затрудняет проведение единой природоохранной политики. Тем не менее заповедники в нашей стране имеют выдающееся значение в деле охраны и восстановления редких видов животных. Сохранение и восстановление численности ряда животных было бы немыслимо без их участия. Решительные меры по охране некоторых видов животных дали хороший результат: находившиеся под угрозой исчезновения, они в значительной степени восстановили численность, вышли из-под угрозы уничтожения, а некоторые превратились в промысловые виды (например, *бобр*, *соболь*, *сайгак*, *зубр*, *бизон* и др.).

Для многих видов животных, нуждающихся в охране и ареал которых выходит за границы одного государства, необходимы межправительственные соглашения по их охране. В качестве примера может быть названо Соглашение по охране белых медведей, подписанное в 1973 г. пятью странами: Норвегией, Данией, Канадой, СССР и США. Это Соглашение имело большое значение в восстановлении численности белых медведей.

Многими странами, в том числе и СССР, подписана Конвенция (Рамсар, 1971) о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение главным образом как местообитание водоплавающих птиц.

Важное значение в деле охраны редких видов животных имеет МСОП. Членами ее являются отдельные государства (их более 70), различные организации (правительственные, общественные и др.), а также частные лица. Работу МСОП проводит через специальные комиссии: по охране редких и исчезающих видов, просвещению, экологии, национальным паркам, планированию ландшафта, правовую. Большая заслуга МСОП, в частности, состоит в подготовке и издании Красных книг, в которых перечисляются редкие и исчезающие виды и подвиды, расположенные в систематической последовательности. Подразделяются они на пять категорий: 1. Вид (или подвид) находится под угрозой исчезновения. 2. Численность вида (или подвида) снижается, и он в ближайшее время может оказаться под угрозой исчезновения. 3. Вид (или подвид) малочислен, в настоящее время не находится в непосредственной опасности, но в будущем может ей подвергнуться. 4. Вид (подвид) принадлежит к одной из упомянутых выше категорий, но изучен очень слабо, и поэтому невозможно решить, к какой именно из них он относится. 5. Вид (подвид) ранее был под угрозой исчезновения, но в настоящее время в связи с принятыми мерами находится вне опасности.

В Красную книгу МСОП, посвященную млекопитающим, издания 1978 г. занесено 314 видов и подвидов. В Красной книге Международного совета охраны птиц (1981), которая базируется на Красной книге птиц МСОП, числится 437 видов и

подвидов. В Красную книгу МСОП, посвященную амфибиям и пресмыкающимся (1979), включен 41 вид и подвид амфибий и 127 видов и подвидов пресмыкающихся.

Следует иметь в виду, что включение тех или иных видов в Красную книгу отнюдь не гарантирует им безопасность от уничтожения: необходимы законодательные акты и международные соглашения. Во многих странах изданы законы, запрещающие добычу животных, внесенных в Красную книгу МСОП или в национальные Красные книги (или в список охраняемых животных).

Важным актом для охраны животных явилось принятие в 1973 г. многими странами (более 80 государств, в том числе и СССР) Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora — CITES). Соглашением утвержден список видов и подвидов животных и растений, экспорт, реэкспорт и импорт которых запрещен или строго регулируется. Эти списки разделены в три приложения.

Приложение I включает виды, находящиеся под угрозой исчезновения: их торговля запрещена. Приложение II — виды, не находящиеся сейчас под угрозой исчезновения, но которые могут оказаться таковыми, если торговля ими не будет строго регулироваться. Приложение III — в это приложение любая из подписавших Конвенцию стран может включить редкие виды своей фауны (их торговля регулируется в пределах данной страны).

Списки животных и растений периодически пересматриваются и утверждаются на съездах государств — участников Конвенции.

Большое значение в деле международной охраны редких видов имеет Всемирный фонд охраны природы (World Wildlife Fund — WWF) — международная неправительственная организация, способствующая сохранению диких животных и растений и естественных экосистем. Членами Фонда состоит примерно 1 млн. частных лиц и различных организаций, которые регулярно жертвуют деньги на дело охраны природы. В своей деятельности Фонд тесно контактирует с Международным союзом охраны природы. За годы существования (с 1961 г.) Фонд субсидировал тысячи проектов по охране и воспроизводству животного и растительного мира. Один из таких проектов — операция «Тигр», направленная на восстановление в природе численности тигров. Этот проект успешно проводится в жизнь, благодаря чему в ряде стран численность тигров стала возрастать.

Одним из важных мероприятий в деле охраны природы явилась разработка комплексных мер Международным союзом охраны природы при содействии ЮНЕП (UNEP) (Программа по окружающей среде ООН), ФАО (FAO) (Продовольственная и сельскохозяйственная организация при ООН) и Всемирного фонда охраны природы. Этот документ дает рекомендации правительственным, общественным, международным и другим организациям по охране природы, сохранению генетического разнообразия организмов и экосистем нашей планеты, рациональному использованию возобновимых биологических ресурсов.

Несмотря на то что довольно большое число видов и подвидов животных либо снижают численность, либо находятся под угрозой исчезновения, представляется реальная возможность сохранения разнообразия животного мира на Земле. Для этого необходимы добрая воля и усилия всех людей нашей планеты.

ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ

(PROTOZOA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОСТЕЙШИХ (PROTOZOA)

Знакомство с животным миром мы начнем с простейших, которых следует рассматривать как более примитивный исходный этап в эволюции по сравнению с многоклеточными.

Каковы же общие признаки подцарства простейших? На основании каких черт строения и физиологии мы относим животных к этому подцарству? Основная опеределяющая и самая характерная особенность простейших — одноклеточность. Тело их по строению соответствует одной клетке. Все другие животные, относящиеся к подцарству многоклеточных, построены из большого количества клеток, причем тела многоклеточных различны по строению и функции.

По строению простейшие соответствуют клеткам многоклеточного организма, но в функциональном отношении они несравнимы. Клетки в теле многоклеточного представляют собой части организма и их отправления подчинены функциям многоклеточного организма как целого. В противоположность этому, клетка простейшего — это самостоятельный организм, которому свойственны все жизненные функции: обмен веществ, раздражимость, движение, размножение. К условиям окружающей среды простейшие приспосабливаются как целые организмы. Таким образом, простейших можно охарактеризовать как организмы на клеточном уровне организации.

Существует два основных типа организации клетки: прокариотная и эукариотная. На низшей, прокариотной, ступени организации находятся бактерии, сине-зеленые водоросли и некоторые другие организмы. Прокариотные клетки лишены оформленного клеточного ядра. Материал, несущий наследственную информацию (ДНК), сосредоточен в единственной кольцевой хромосоме, лежащей в цитоплазме. Отсутствуют многие клеточные органоиды — митохондрии, аппарат Гольджи и др. Прокариотные клетки не способны заглатывать оформленные пищевые частицы.

Простейшие на нашей планете распространены повсеместно. Наибольшее количество их видов живет в соленых (моря, океаны) и пресных водах. Они входят в различные биоценозы, в том числе в состав планктона и бентоса, и играют важную роль в круговороте веществ в биосфере. Довольно многочисленные виды простейших живут в почве, где они существенно влияют на плодородие.

Очень многие простейшие от свободного образа жизни перешли к обитанию в других организмах и стали паразитами. Многие из них — возбудители тяжелых заболеваний человека и животных. Есть виды простейших, которые поражают растения, в том числе культурные. Многие простейшие, живущие в Мировом океане, обладают минеральными скелетами из карбоната кальция ($CaCO_3$) или оксида кремния (IV) (SiO_2). Эти скелеты после отмирания простейшего опускаются на дно, образуя мощные донные отложения. При горообразовательных процессах земной коры, вследствие которых изменяется рельеф суши и океана, донные отложения становятся сушью и образуют осадочные горные породы (мел, известняк и др.). Значительная часть осадочных горных пород океанического происхождения слагается из остатков скелетов простейших (фораминиферы, радиолярии и др.). Простейшие в течение всей истории Земли играли существенную роль в формировании земной коры.

Размеры тела большинства простейших микроскопические. Наиболее мелкие из них (паразитические простейшие в эритроцитах крови млекопитающих из рода Leichmania, Piroplasma) не превышают в поперечнике 2—4 мкм. Наиболее обычные размеры простейших 50—150 мкм, но встречаются и «гиганты». Так, инфузории родов Bursaria, Spirostomum достигают 1,5 мм в длину, грегарина Porospora gigantea (паразит кишечника жуков) — до 1 см. У некоторых фораминифер раковина имеет 5—6 см в диаметре.

Все многообразие строения простейших, которое будет рассмотрено при описании отдельных групп, представляет собой различные преобразования структуры эукариотической клетки. За последние десятилетия благодаря разработке новых методов исследования наши знания о строении и функциях клетки и соответственно простейших значительно углубились. Особенно большую роль в этом сыграла электронная микроскопия, а также методы изучения физиологии клетки с применением меченых изотопов, фотометрии и других методов. За последние 20—30 лет учение о клетке (в том числе и клетке простейших) вступило в качественно новый этап. Лучшие современные оптические микроскопы могут дать увеличение в 2400—3000 раз. Предел разрешающей способности электронного микроскопа неизмеримо выше: он составляет 200—300 тыс. раз! Это позволяет видеть крупные молекулы, например молекулу ДНК.

Напомним основные структурные и функциональные компоненты клетки с учетом данных, полученных с помощью электронного микроскопа. От окружающей среды клетка отграничена тонкой клеточной мембраной, играющей важную роль в регуляции поступления веществ в клетку и выхода их из клетки. В цитоплазме располагаются органоиды — постоянные структуры, которые выполняют определенные функции в жизни клетки. Среди них особое значение в освобождении энергии имеют м и т о х о н д р и и. В цитоплазме расположена сложная система мембран, образующая в совокупности э н д о п л а з м а т и ч е с к у ю   с е т ь. На части мембран расположены мельчайшие, состоящие из рибонуклеиновой кислоты и белков гранулы — р и б о с о м ы. На этих органоидах происходит синтез белков. Часть мембран образует систему, называемую а п п а р а т о м   Г о л ь д ж и. Функциональное значение этого органоида заключается в том, что в области аппарата Гольджи концентрируются различные вещества. В цитоплазме располагаются мелкие, одетые мембраной зернистые образования — л и з о с о м ы. В них локализуются ферменты, связанные с расщеплением крупных молекул органических соединений в процессе обмена. В клетке обычно имеется ц е н т р о с о м а — органоид, связанный с митотическим делением клетки, и различные нитчатые (фибриллярные) структуры, образующие в совокупности цитоскелет, который выполняет важные опорные и проводящие функции. Кроме названных компонентов в цитоплазме клетки часто присутствуют резервные соединения, используемые в процессе обмена веществ, из которых наиболее обычен гликоген (у животных), крахмал (у растений), жировые включения и др.

Ядро эукариотической клетки отграничено от цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух мембран, пронизанных многочисленными мельчайшими порами. Внутренность ядра заполнена ядерным соком — к а р и о л и м ф о й, где расположены структурные компоненты ядра, прежде всего хромосомы, в которых сосредоточена наследственная информация. Основу хромосом составляет ДНК, тесно связанная с ядерными белками — г и с т о н а м и и образующая с ними дезоксинуклеопротеиды (ДНП). Кроме хромосом большинство ядер содержат еще одно или несколько ядрышек — н у к л е о л, слагающихся из белков и рибонуклеиновой кислоты (РНК). В ядрышках формируются рибосомы, которые выходят затем в цитоплазму. У всех простейших имеются названные компоненты эукариотической клетки. Их соотношение, структура, размеры исключительно разнообразны, что создает огромное многообразие Protozoa. Кроме перечисленных выше компонентов клетки, большинству простейших свойственны специальные органоиды, которые обеспечивают им возможность движения в окружающей среде.

Часть одноклеточных эукариотических организмов — г е т е р о т р о ф ы, часть — а у т о т р о ф ы. Гетеротрофный тип обмена веществ, при котором организм использует в качестве источника энергии готовые органические вещества, свойствен животным и грибам, аутотрофный — зеленым растениям. Последний характеризуется тем, что зеленым пигментом х л о р о ф и л л о м, локализованным в особых клеточных органоидах — х л о р о п л а с т а х, поглощается энергия излучения Солнца и происходит ф о т о с и н т е з. В результате этого в зеленом растении из простейших неорганических соединений — углекислого газа и воды создаются сложные органические соединения — углеводы. Среди одноклеточных эукариотических организмов встречаются оба типа обмена веществ.

Очень близкие по строению организмы могут обладать разными типами обмена. Среди жгутиконосцев имеются такие виды (например, некоторые виды *эвглен*), которые в одних условиях существования (при ярком освещении и отсутствии органических веществ в окружающей среде) ведут себя как растения — они становятся зелеными и поглощают энергию излучения Солнца. При других условиях среды (в темноте и при наличии органических веществ) хлорофилл исчезает и организм переходит на гетеротрофный обмен. Изложенные факты показывают, что царства растений и животных имеют общее происхождение и что граница между ними, столь отчетливо выраженная на многоклеточном уровне развития, стирается на клеточном уровне. Все это создает значительные трудности для разграничения одноклеточных животных от одноклеточных растений, что дало основание многим ученым, начиная с Э. Г е к к е л я (1834—1919) и до наших дней, объединять одноклеточных эукариотных живот-

ных и растения в отдельное царство п р о т и с т о в (Protista), стоящее в основе эволюционного развития царств растений и животных.

В настоящей книге, посвященной миру животных, мы не станем резко отделять простейших от многоклеточных животных и будем рассматривать первых как подцарство в животном царстве. При этом придется, однако, включить и некоторые зеленые виды, отделить которые по их строению от бесцветных гетеротрофов невозможно.

Исследования последних лет подтвердили представления об одноклеточности P r o t o z o a и вместе с тем показали большое разнообразие их организации, которое не укладывается в понятие типа, установленного Кювье еще в начале XIX в. и объединившего животные организмы, обладающие общим планом строения (с. 8). Это заставило единый, по прежним представлениям, тип Protozoa разделить на несколько типов. На VI Международном конгрессе протозологов в 1977 г. была образована специальная комиссия, в которую вошли ученые разных стран (в том числе и из СССР), занимающиеся исследованиями простейших. В 1980 г. был опубликован результат их работы — система простейших. Сказанное не означает, конечно, что на основе дальнейших исследований система не будет совершенствоваться и уточняться. Но она отражает уровень изучения простейших на сегодняшний день. В этой системе выделено семь типов подцарства простейших. В книге мы рассмотрим представителей пяти типов, оставив в стороне два типа, которые стоят ближе к грибам, чем к животным.

В основу подразделения подцарства простейших на типы положены основные черты их строения и в особенности их органоидов движения. Важное значение имеют строение ядерного аппарата, формы размножения и характер жизненных циклов, часто сопровождающихся чередованием разных форм размножения.

Типы подцарства простейших подразделяются на многочисленные группы (таксоны) меньшего систематического ранга: подтипы, классы, отряды, семейства и т. д. Общее количество описанных до сих пор видов простейших превышает 30 тыс. Однако действительно существующее число видов значительно выше, ибо еще многие свободноживущие, в особенности паразитические виды, остаются неизвестными. Каждый год приносит описание сотен новых видов простейших.

В дальнейшем будут рассмотрены следующие пять типов подцарства простейших:

1. Саркомастигофоры (Sarcomastigophora);
2. Споровики (Sporozoa);
3. Книдоспоридии (Cnidosporidia — Myxospora);
4. Микроспоридии (Microspora);
5. Ресничные, или Инфузории (Ciliophora).

ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ

(SARCOMASTIGOPHORA)

К типу *саркомастигофор* (Sarcomastigophora) относятся простейшие (свободноживущие и паразитические), органоидами движения которых служат или псевдоподии (непостоянные выросты цитоплазмы — ложные ножки), или жгутики. Иногда оба эти типа органоидов движения сосуществуют одновременно или последовательно возникают в ходе жизненного цикла. Половой процесс осуществляется по типу копуляции. У многих он, однако, отсутствует, и размножение происходит делением надвое или множественным делением.

Тип саркомастигофор распадается на два подтипа:

1. Саркодовые (Sarcodina);
2. Жгутиконосцы (Mastigophora).

Некоторые ученые предлагают рассматривать каждый из названных подтипов, как самостоятельный тип. Эта точка зрения представляется нам не оправданной. Присутствие жгутиков и псевдоподий иногда одновременно или последовательно на разных этапах жизненного цикла не позволяет строго разграничить саркодовых и жгутиконосцев. Саркомастигофоры являются древнейшей группой эукариотных одноклеточных организмов, приспособившихся к самым разнообразным средам обитания: океану, пресным водам, почве, паразитизму в животных и растениях.

ПОДТИП САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

К этому подтипу относятся простейшие, в течение всего жизненного цикла или большей его части обладающие органоидами движения — псевдоподиями. Главная масса саркодовых — обитатели морей. Имеется немало пресноводных видов, а также виды, обитающие в почве. Небольшое число видов саркодовых ведет паразитический образ жизни. Общее число описанных видов превышает 10 тыс.

Рассмотрим некоторых представителей трех классов, относящихся к этому подтипу: *корненожек* (Rhizopoda), *лучевиков* (Radiolaria) и *солнечников* (Heliozoa).

КЛАСС КОРНЕНОЖКИ (RHIZOPODA)

Наиболее просто устроенными организмами среди корненожек являются *голые амебы* (Amoebina), образующие первый отряд подкласса корненожек.

Чтобы познакомиться со строением и образом жизни голых амеб, рассмотрим сначала одного характерного и часто встречающегося представителя.

АМЕБА ПРОТЕЙ

В пресных водах, в небольших прудах и канавах с илистым дном, нередко удается обнаружить *амебу протей* (Amoeba proteus).

Амеба протей — одна из крупных свободноживущих амеб. В активном состоянии она достигает размера 0,5 мм, ее видно простым глазом. Если наблюдать под микроскопом за живой амебой (рис. 14), видно, что она образует несколько довольно длинных лопастных, тупо заканчивающихся псевдоподий. Псевдоподии все время меняют форму, часть их втягивается внутрь, часть, напротив, удлиняется, иногда разветвляется. Тело амебы как бы переливается в псевдоподии, которые в нескольких точках прикрепляются к субстрату, и благодаря этому образование ложных ножек приводит к поступательному движению амебы. Псевдоподии служат не только для движения, но и для заглатывания пищи. Если псевдоподия в процессе образования наталкивается на какую-либо органическую частицу (водоросль, мелкое простейшее и т. п.), она «обтекает» ее со всех сторон (рис. 15) и включает внутрь цитоплазмы вместе с небольшим количеством жидкости. Таким образом в цитоплазме образуются пузырьки с пищевыми включениями, которые называют **пищеварительными вакуолями.** В них происходит переваривание пищи (внутри-

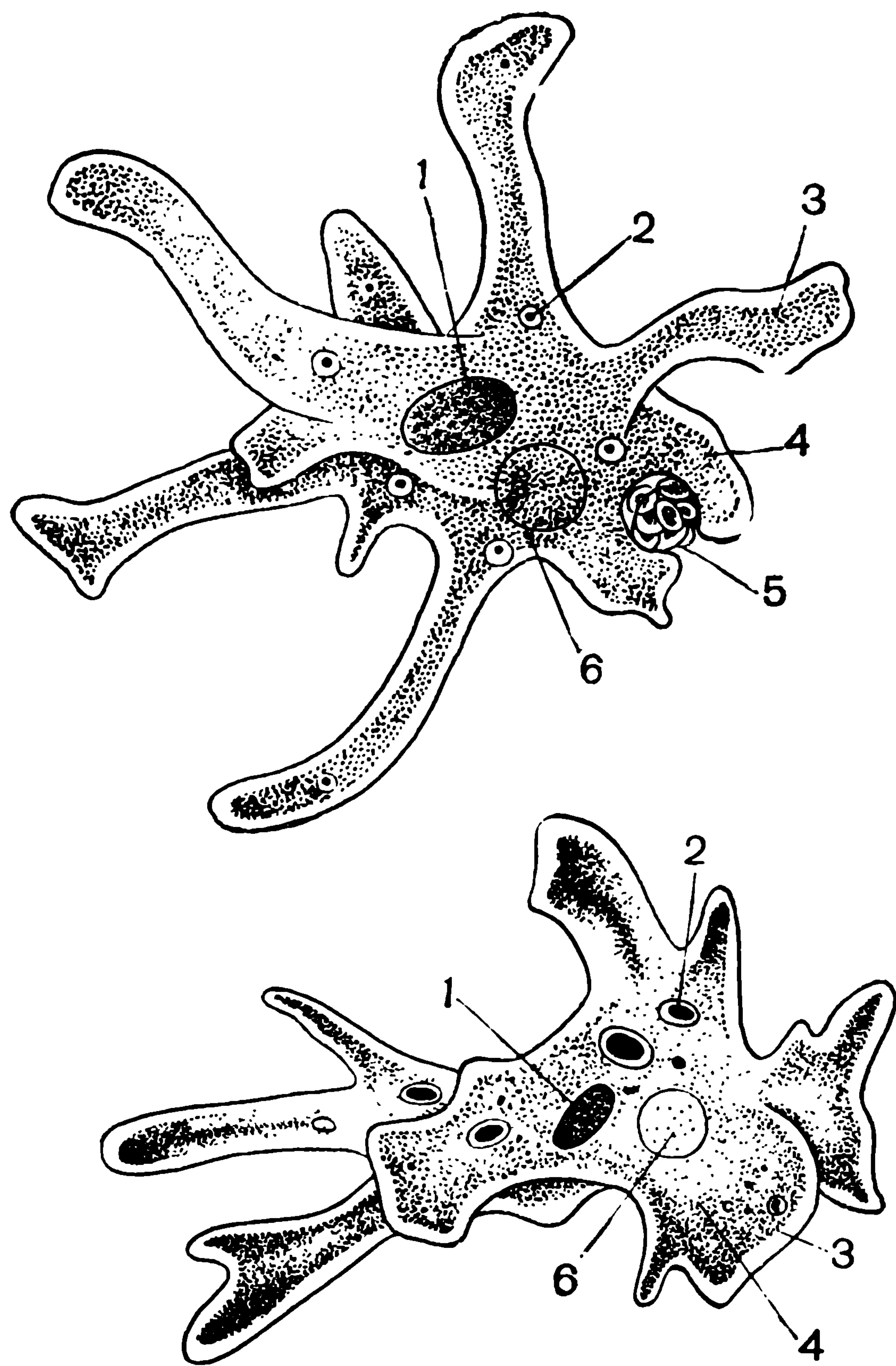


Рис. 14. Амебы протей (Amoeba proteus) с разными формами псевдоподий:

1 — клеточное ядро; 2 — пищеварительная вакуоль; 3 — эктоплазма; 4 — эндоплазма; 5 — непереваренные частицы пищи, выбрасываемые наружу; 6 — сократительная вакуоль.

клеточное пищеварение). Непереваренные остатки пищи через некоторое время выбрасываются наружу (рис. 14).

Вся цитоплазма амебы подразделена на два слоя: наружный, светлый, вязкий, всегда лишенный пищеварительных вакуолей (эктоплазма); внутренний, зернистый, жидкий, несущий многочисленные пищевые включения (эндоплазма). В состав псевдоподий входят оба слоя цитоплазмы.

Эктоплазма и эндоплазма не представляют собой резко разграниченных частей тела амебы. Они могут превращаться друг в друга. В области образования и нарастания псевдоподии, куда устремляется жидкая эндоплазма, периферические части ее желатинизируются (уплотняются) и превращаются в эктоплазму.

Напротив, на противоположном конце тела протекает обратный процесс — разжижение эктоплазмы и частичное превращение ее в эндоплазму. Это явление обратимого превращения эндоплазмы в эктоплазму и обратно лежит в основе образования псевдоподий.

Снаружи тело амебы покрыто тончайшей эластической мембраной (ее поперечник составляет менее 1 мкм), называемой плазмолеммой. Обнаружить ее можно лишь электронным микроскопом. Она имеет большое значение в жизни амебы. Плазмолемма проницаема для газов и воды и непроницаема для большинства органических соединений, обладающих крупными молекулами, а также многих неорганических соединений. Плазмолемма играет важную роль в регуляции проникновения в клетку веществ и выхода их в окружающую среду. В цитоплазме амебы протея обычно отчетливо виден светлый пузырек, который периодически то появляется, то исчезает. Это сократительная вакуоля, играющая очень важную роль в жизненных отправлениях амебы. Сократительная вакуоля заполняется жидкостью (в основном водой), которая поступает в нее из окружающей цитоплазмы. Достигнув определенного, характерного для данного вида амеб размера, сократительная вакуоля уменьшается. Ее содержимое при этом изливается наружу через пору. Весь период наполнения и сокращения вакуоли при комнатной температуре длится у амебы протея обычно 5—8 мин.

Концентрация различных растворенных органических и неорганических веществ в теле амебы выше, чем в окружающей пресной воде. Поэтому в силу законов осмоса вода проникает в протоплазму амебы. Если бы избыток ее не выводился наружу, то через короткий промежуток времени амеба «расползлась» бы и растворилась в окружающей воде. Благодаря деятельности сократительной вакуоли этого не происходит. Таким образом, сократительная вакуоля — это прежде всего органоид осморегуляции, регулирующий постоянно осуществляемый ток воды через тело простейшего. Однако наряду с этим она связана и с другими жизненными функциями. Вместе с выводимой из тела амебы жидкостью выводятся и продукты обмена веществ. Следовательно, сократительная вакуоля участвует в функции выделения.

Постоянно поступающая в цитоплазму вода содержит кислород. Поэтому сократительная вакуоля косвенно участвует и в функции дыхания.

Как и во всякой эукариотической клетке, в теле амебы есть ядро. На живом объекте оно почти не видно. Для выявления ядра применяют некоторые красители, избирательно окрашивающие нуклеиновые вещества ядра. У амебы протея ядро довольно крупное, расположено в эндоплазме, примерно в центре тела.

Как размножаются амебы? Единственной известной у них формой размножения является деление надвое в свободноподвижном состоянии. Процесс этот начинается с митотического деления ядра. Вслед за тем на теле амебы появляется перетяжка, которая перешнуровывает тело ее на две равные половинки, в каждую из которых отходит

по одному ядру. Темп размножения амебы протея зависит от условий, прежде всего от питания и температуры. При обильном питании и температуре 20—25 °С амеба делится один раз в течение 1—2 суток.

В пресной и морской воде живет несколько десятков видов амеб. Они различаются размерами, формой псевдоподий (рис. 16). Ложные ножки могут сильно отличаться по форме и размерам. Есть виды амеб (рис. 16), у которых образуется всего одна толстая короткая псевдоподия, у других — несколько длинных заостренных, у третьих — много коротких тупых и т. п. Следует отметить, что даже в пределах одного вида амеб форма псевдоподий может довольно широко варьировать в зависимости от условий окружающей среды (солевой состав, кислотность среды и т. п.).

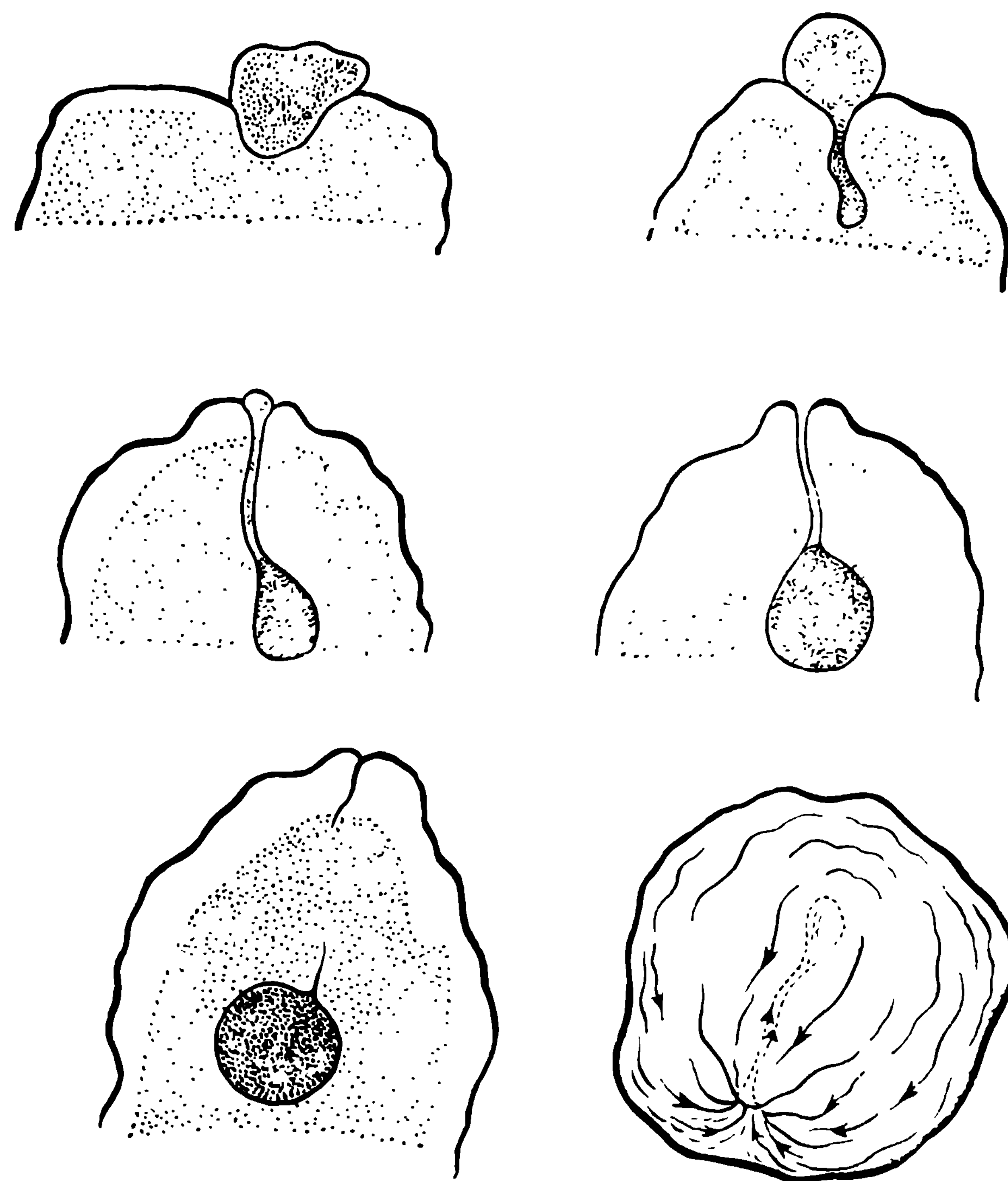


Рис. 15. Последовательные стадии заглатывания пищи амебой (Amoeba terricola).

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ АМЕБЫ

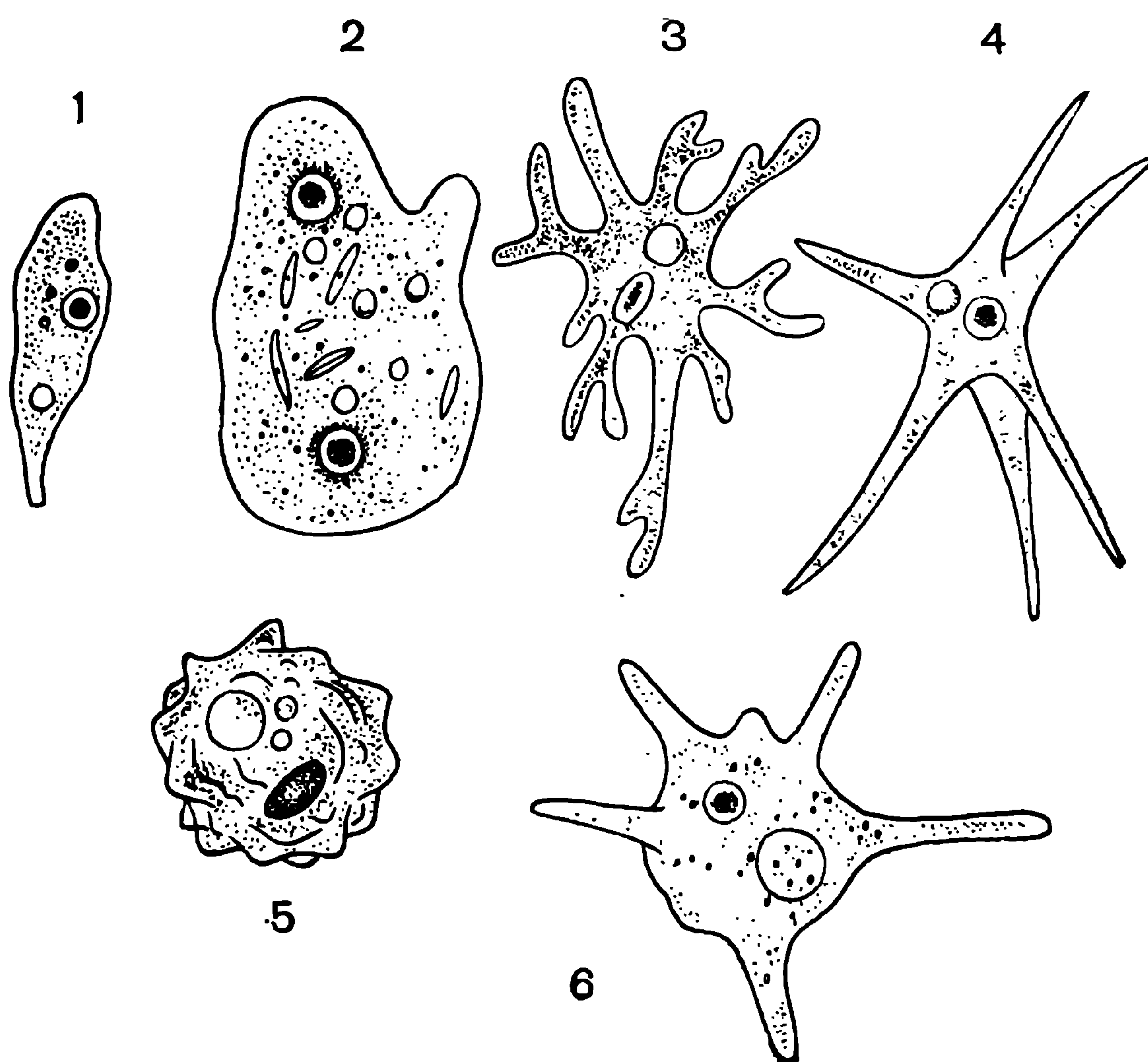
Некоторые виды амеб приспособились к паразитическому образу жизни в кишечнике позвоночных и беспозвоночных животных. В толстых кишках человека живут пять видов паразитических амеб. Четыре вида их являются безобидными «квартирантами». Они питаются бактериями, которые в огромном количестве населяют толстую и слепую кишку человека (так же как и всех позвоночных животных), и не оказывают заметного влияния на хозяина. Но один из видов паразитирующих в кишечнике человека амеб — *дизентерийная амеба* (Entamoeba histolytica) может вызвать у человека тяжелое заболевание — особую форму кровавого поноса (колита), болезни, носящей название а м е б и а з а.

Дизентерийные амебы живут в толстом кишечнике человека. Это очень мелкие (по сравнению, например, с только что описанной амебой протеем) простейшие. Размеры их — 20—30 мкм. При изучении живой амебы под микроскопом ясно видно, что у нее резко разграничены экто- и эндоплазма, причем зона эктоплазмы относительно широка (рис. 17). Дизентерийная амеба характеризуется очень активной подвижностью. Она образует немногочисленные короткие широкие псевдоподии, в формировании которых принимает участие почти исключительно эктоплазма.

Дизентерийная амеба широко распространена по всему земному шару. В зависимости от географического положения процент зараженности людей этим паразитом варьирует в среднем от 10 до 30. Но заболевание амебиазом встречается редко и приурочено преимущественно к субтропическим и тропическим районам земного шара. В умеренных и северных широтах в подавляющем большинстве случаев дело ограничивается н о с и т е л ь с т в о м (возбудитель заболевания присутствует в организме хозяина, но не вызывает пато-

Рис. 16. Разные виды амеб с различной формой псевдоподий:

1 — Amoeba limax; 2 — Pelomyxa binucleata; 3 — Amoeba proteus; 4 — Amoeba radiosa; 5 — Amoeba verrucosa; 6 — Amoeba polypodia.



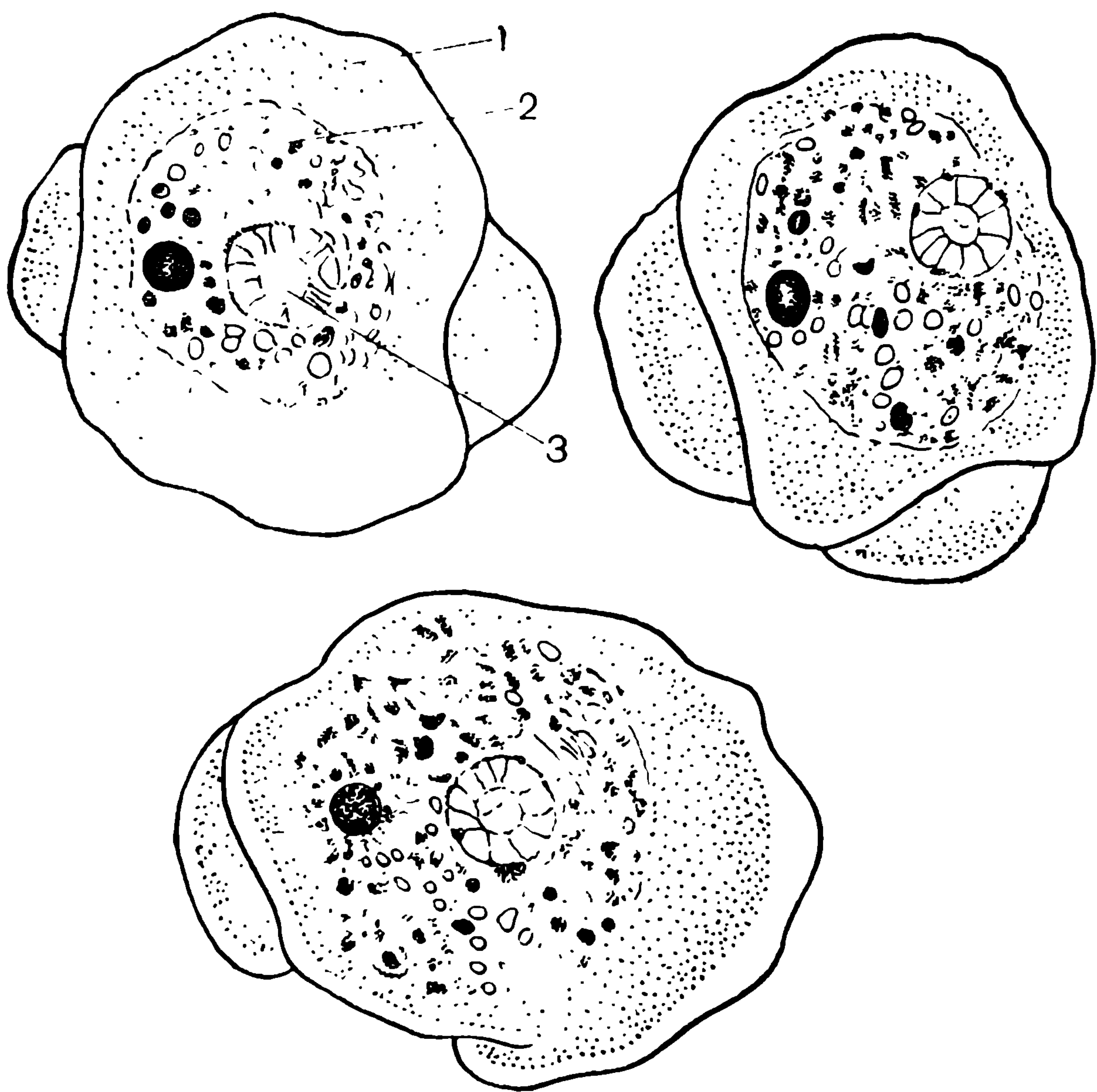


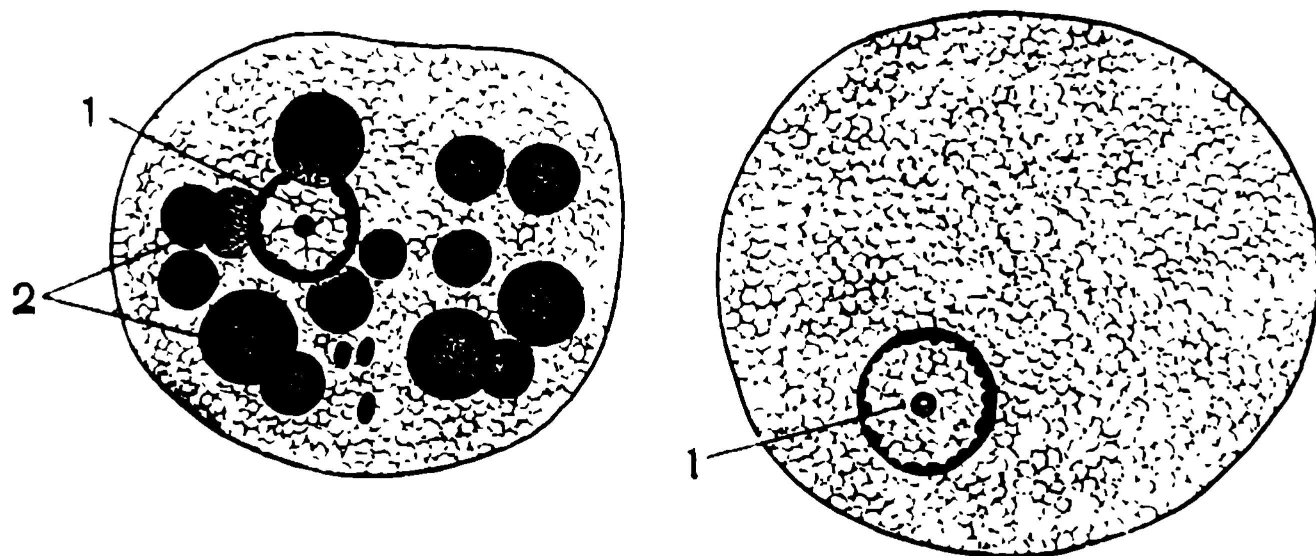
Рис. 17. Дизентерийная амеба (Entamoeba histolytica) в различных стадиях движения:
1 — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — ядро.

логических явлений). Клинически выраженные формы амебиаза — большая редкость.

Почему же такое расхождение между частотой встречаемости паразита и частотой вызываемого им заболевания? Дело в том, что далеко не всегда наличие дизентерийной амебы в кишечнике человека сопровождается болезненными явлениями. В большинстве случаев она не наносит своему хозяину-человеку никакого вреда. Она живет в просвете кишечника, активно двигается и питается бактериями.

Иногда амеба меняет поведение. Она активно внедряется в стенки кишечника, разрушает эпителий, выстилающий кишку, и проникает в соединительную ткань. Стенки кишечника изъязвляются, что приводит к тяжелой форме кровавого поноса. Амебы, проникшие в ткани, меняют и характер своего питания. Вместо бактерий они начинают активно пожирать красные кровяные клетки (эритроциты). В цитоплазме амеб скапливается большое количество эритроцитов на разных стадиях переваривания (рис. 18). Медицине известны некоторые специфические лекарственные вещества, убивающие амеб. Если не прибегать к лечению, то амебиаз переходит в хроническую форму и, вызывая тяжелое истощение организма человека, иногда приводит к смертельному исходу.

Рис. 18. Дизентерийная амеба (Entamoeba histolytica):
слева — амеба с заглоченными красными кровяными клетками; *справа* — амеба без эритроцитов; *1* — ядро; *2* — эритроциты.



До сих пор остаются неизвестными причины, которые превращают безобидного «квартиранта» кишечника в «агрессивного» пожирателя тканей. Высказывалось предположение, что существуют разные формы дизентерийной амебы, не отличающиеся друг от друга по строению.

Одни из них, распространенные в умеренном и северном поясе, редко переходят к паразитизму в тканях и почти всегда питаются бактериями. Другие — южные — относительно легко становятся «агрессивными» пожирателями тканей.

Каким образом дизентерийная и другие амебы, паразитирующие в кишечнике человека, попадают в организм хозяина? Активно подвижные формы амеб могут жить только в кишечнике человека. Будучи выведены из него, например в воду, в почву, они погибают очень быстро и не могут служить источником заражения. Заражение осуществляется особыми формами существования амеб — ц и с т а м и. Посмотрим, как происходит у дизентерийной амебы процесс формирования цист. Попадая вместе с содержанием толстого кишечника в его нижние отделы и в прямую кишку, амебы претерпевают значительные изменения. Они втягивают псевдоподии, выбрасывают пищевые частицы, округляются. Затем эктоплазма выделяет тонкую, но прочную оболочку. Этот процесс представляет собой и н ц и с т и р о в а н и е.

Одновременно с выделением оболочки цисты претерпевает изменение и ядро. Оно дважды последовательно делится, причем деление ядра не сопровождается делением цитоплазмы. Таким образом образуются характерные для дизентерийной амебы четырехъядерные цисты (рис. 19). В таком виде вместе с фекальными массами цисты выводятся наружу. В отличие от активно подвижных вегетативных форм цисты обладают большой стойкостью. Попадая в воду или в почву, они долгое время сохраняют жизнеспособность (до 2—3 месяцев).

Подсыхание и нагревание гибельны для цист. Доказано, что цисты, сохраняя жизнеспособность, могут распространяться мухами. Попадая в кишечник человека с пищей и водой, амеба э к с ц и с т и р у е т с я: ее наружная оболочка растворяется, после чего следуют два деления, не сопро-

вождающиеся делением ядра. В результате получаются четыре одноядерные амебы, которые переходят к активной жизни.

Другие, непатогенные виды амеб кишечника человека распространяются таким же образом — цистами. По строению (размеры, число ядер) цисты разных видов несколько отличаются друг от друга. На этом основывается их диагностика.

За последнее десятилетие обнаружено ранее неизвестное явление факультативного (случайного) паразитирования мелких свободноживущих амеб в организме человека. Показано, что некоторые очень мелкие живущие в загрязненных водах пресноводные амебы (относящиеся к родам Naegleria и Acanthamoeba), случайно (например, во время купания) попав на слизистую оболочку, могут активно проникнуть в ткани, в том числе в нервную ткань, и вызвать тяжелое заболевание — менингоэнцефалит (воспаление мозга).

Учитывая сказанное, необходимо проявлять большую осторожность при купании в загрязненных водах.

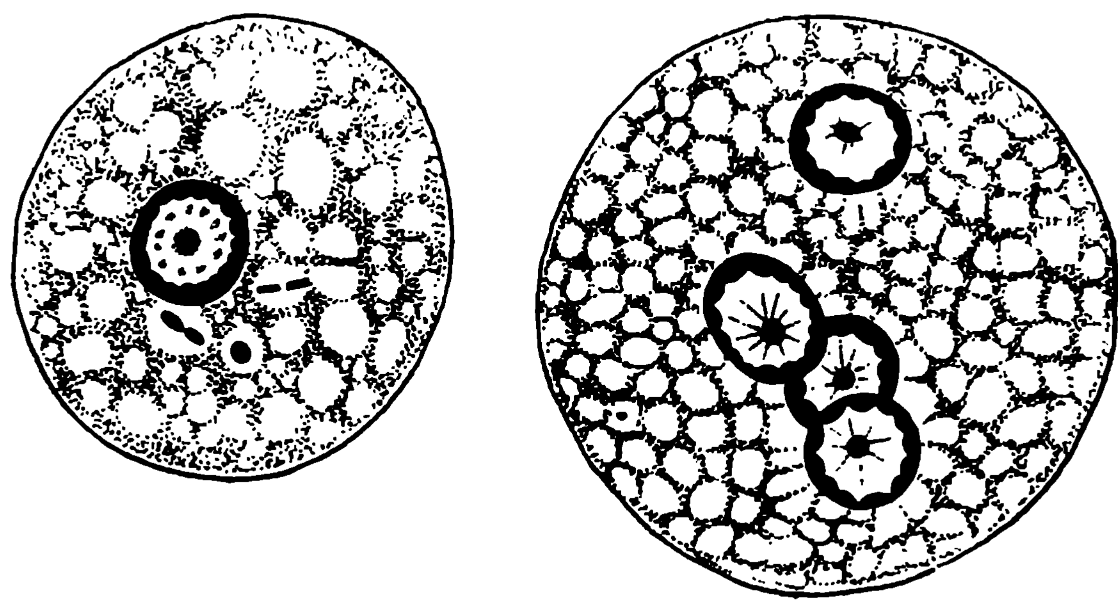


Рис. 19. Стадии инцистирования дизентерийной амебы (Entamoeba histolytica):

слева — одноядерная предцистная форма; *справа* — четырехъядерная циста.

РАКОВИННЫЕ КОРНЕНОЖКИ

Кроме амеб, в пресных водах встречаются представители и другого отряда *корненожек* — *раковинные корненожки* (Testacea). В море они не встречаются.

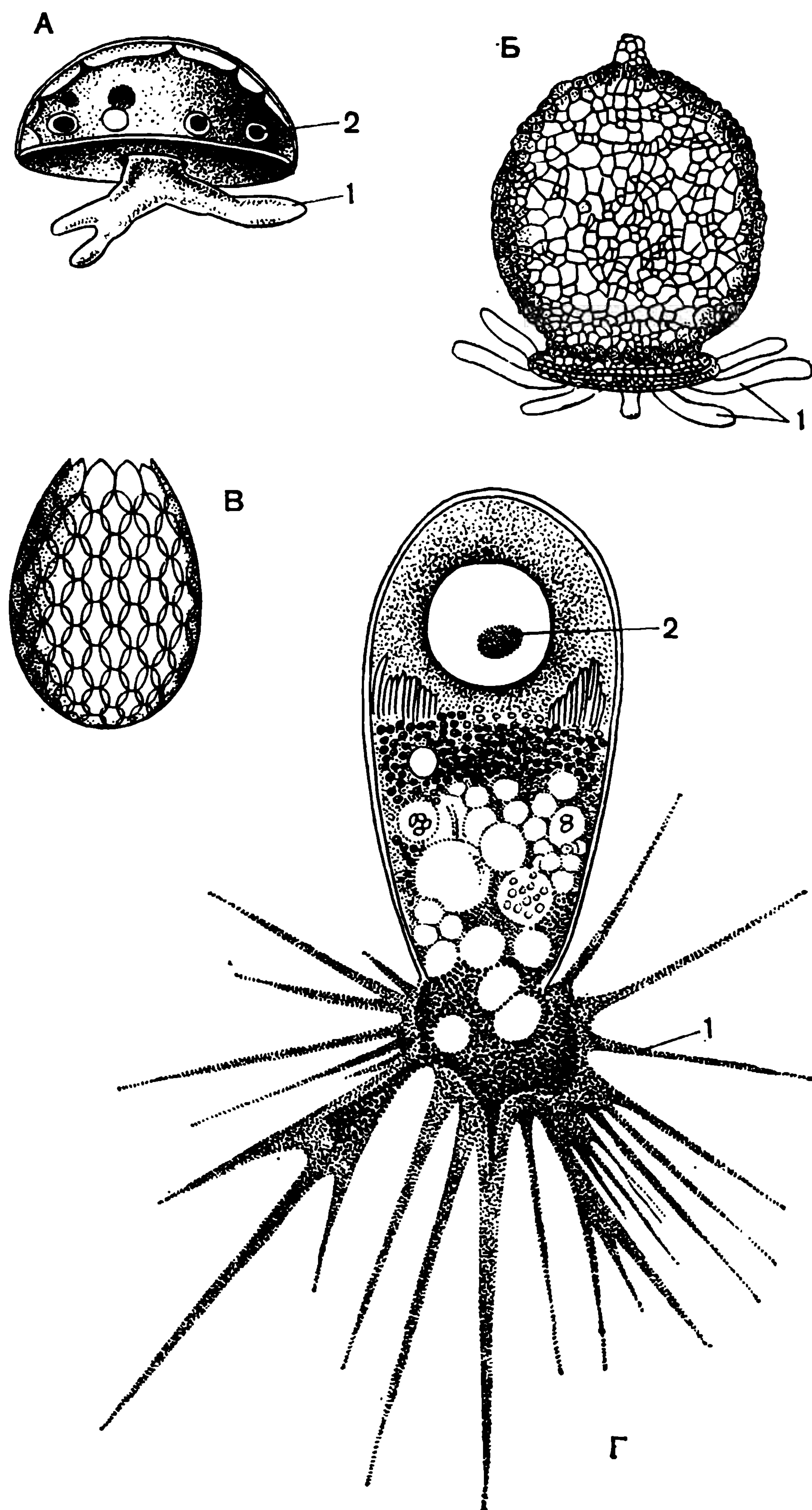
По строению раковинные корненожки напоминают амеб. В отличие от них часть тела корненожек заключена внутри раковинки, играющей роль защитного образования. В раковинке есть отверстие (устье), через которое наружу выдаются псевдоподии.

У *арцеллы* (Arcella, рис. 20) раковинка имеет форму блюдечка. Устье арцеллы расположено в центре. Раковинка, часто коричневой окраски, состоит из органического вещества, напоминающего по консистенции рог. Выделяется она веществом цитоплазмы подобно тому, как выделяется оболочка цисты. У *диффлюгии* (Difflugia, рис. 20) раковинка грушевидная. Она состоит из песчинок — мелких посторонних частичек, заглоченных, а затем отложенных на поверхности тела. У *эуглифы* (Euglypha) раковинка башневидная (рис. 20), но, в отличие от диффлюгии, она слагается из кремневых пластиночек правильной овальной формы. Эти пластиночки образуются в толще цитоплазмы корненожек, а затем выделяются на поверхность. Размеры раковинных корненожек невелики. Обычно они варьируют в пределах 50—150 мкм.

Выдающиеся из устья наружу псевдоподии выполняют двоякую функцию. Они служат органоидами движения и захвата пищи. Последнее осуществляется по тому же типу, как и у голых амеб.

Рис. 20. Разные роды раковинных корненожек:

А — Arcella; *Б* — Difflugia; *В* — Euglypha (раковинка); *Г* — Euglypha с псевдоподиями; *1* — псевдоподии; *2* — ядро.



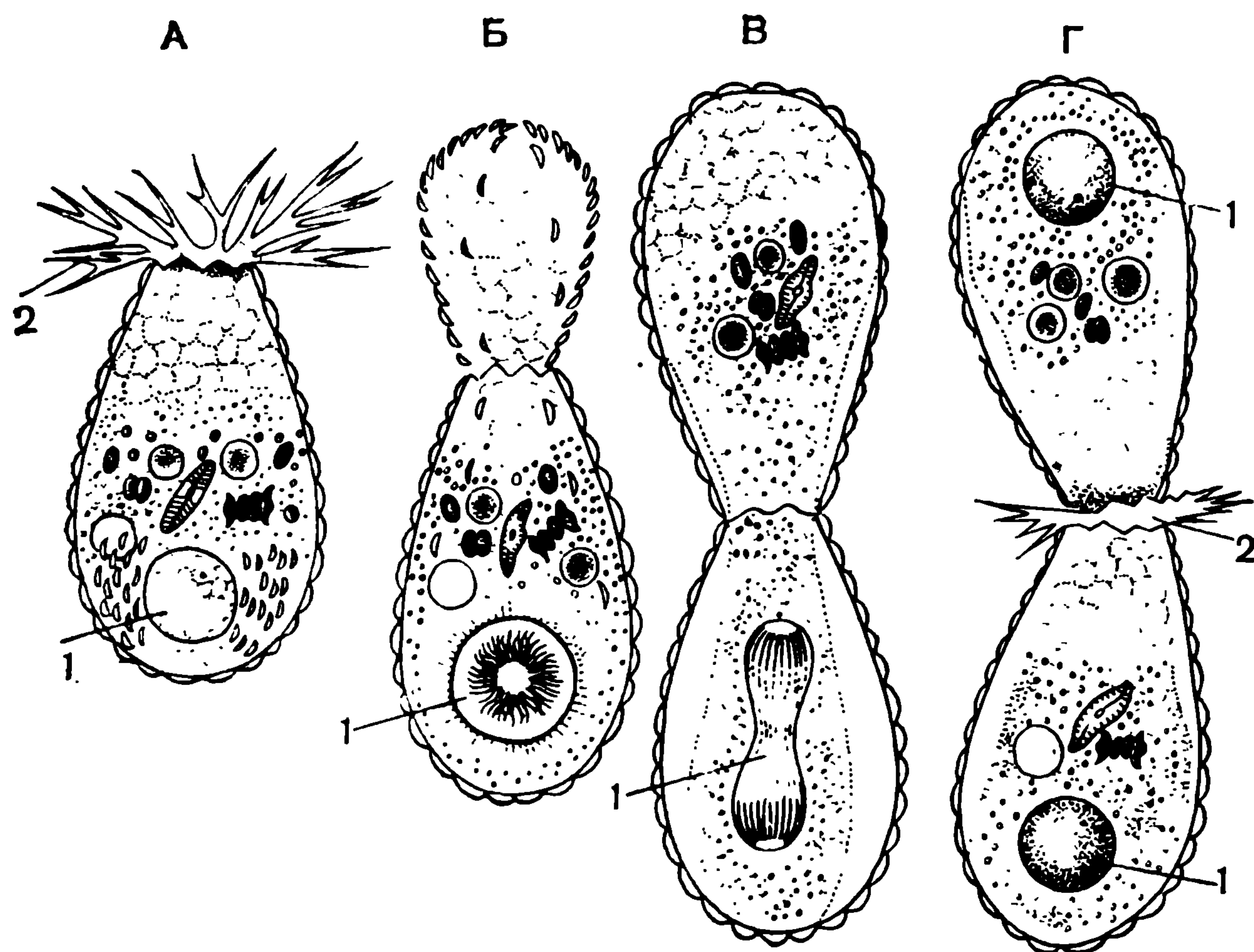


Рис. 21. Бесполое размножение делением раковинной корненожки Euglupha alveolata:

А — корненожка перед делением; *Б* — образование цитоплазматической почки, на поверхности которой располагаются скелетные пластинки; *В* — деление ядра, скелетные пластинки образуют новую раковину; *Г* — конец деления, одно из ядер переместилось в дочернюю особь; *1* — ядро; *2* — псевдоподии.

В связи с наличием раковины несколько видоизменяется, по сравнению с амебами, способ бесполого размножения — деления. Раковина служит прочным скелетным образованием, и понятно, что она не может перешнуроваться пополам. Поэтому процесс деления раковинных корненожек связан с развитием новой раковины. Обычно он осуществляется следующим образом. Сначала примерно половина цитоплазмы выступает из устья. Вокруг этой части образуется новая раковинка. Одновременно с этим процессом делится ядро и одно из ядер переходит в дочернюю особь (рис. 21). На этой стадии обе особи оказываются еще связанными друг с другом мостиком цитоплазмы и обе раковинки (старая и вновь образовавшаяся) направлены одна к другой устьями. Вскоре после этого цитоплазматический мостик между особями утончается и перешнуровывается и обе корненожки переходят к самостоятельному существованию.

Как уже говорилось выше, раковинные корненожки — обитатели пресных вод. Они входят в состав донного населения, причем большая часть видов приурочена к прибрежной зоне. Преимущественно это обитатели мелких стоячих водоемов — прудов, канав, богатых органическими веществами.

Довольно богатая фауна корненожек (несколько десятков видов) встречается в сфагновых болотах, в самом сфагновом мху. Этот мох очень гигроскопичен и всегда впитывает большое количество воды. В прослойках воды, между стебельками и листочками мха, живут многочисленные раковинные корненожки. Здесь же встречаются и некоторые виды инфузорий.

Таким путем создается чрезвычайно характерный биоценоз обитателей сфагновых мхов.

Значительное количество видов раковинных корненожек обнаружено также в почвах, где они обитают в тончайших водных оболочках, покрывающих отдельные почвенные частицы.

ОТРЯД ФОРАМИНИФЕРЫ (FORAMINIFERA)

Самым обширным отрядом среди корненожек являются обитатели моря — *фораминиферы* (Foraminifera). В составе современной морской фауны известно свыше 1000 видов фораминифер. Небольшое число видов, представляющих, вероятно, остаток морской фауны, обитает в подпочвенных соленых водах и солоноватых колодцах Средней Азии.

Строение. Подобно раковинным корненожкам, все фораминиферы имеют раковину. Строение скелета достигает здесь большой сложности и огромного разнообразия. Познакомимся с некоторыми наиболее характерными формами скелета фораминифер (рис. 22).

Среди огромного разнообразия строения раковин фораминифер можно различить по составу их два типа. Одни из раковин фораминифер состоят из посторонних телу корненожки частиц — песчинок.

Подобно тому как мы это видели у *диффлюгии* (рис. 20), фораминиферы, обладающие такими а г г л ю т и н и р о в а н н ы м и раковинами, заглатывают эти посторонние частицы, а затем выделяют их на поверхности тела, где они закрепляются в тонком наружном кожистом слое цитоплазмы. Такой тип строения раковины имеют часто встречающиеся представители родов Hyperammina, Astorhiza (рис. 22, *3—7*) и др. Например, в некоторых районах наших северных морей (море Лаптевых, Восточно-Сибирское море) эти крупные фораминиферы, достигающие 2—3 см длины, почти сплошным слоем покрывают дно.

Число видов фораминифер с агглютинированной раковиной относительно невелико (хотя число особей этих видов может быть огромным). Большая часть обладает известковыми раковинами, состоящими из карбоната кальция ($CaCO_3$). Эти раковины выделяются цитоплазмой корненожек, которые обладают замечательной особенностью концентрировать в своем теле кальций, содержащийся в морской воде в небольших количествах (соли кальция в морской воде составляют немногим более 0,1%). Размеры известковых раковин разных видов фораминифер могут быть очень различны. Они варьируют в пределах от 20 мкм до 5—6 см. Это примерно такое же соотношение размеров, как между слоном и тарака-

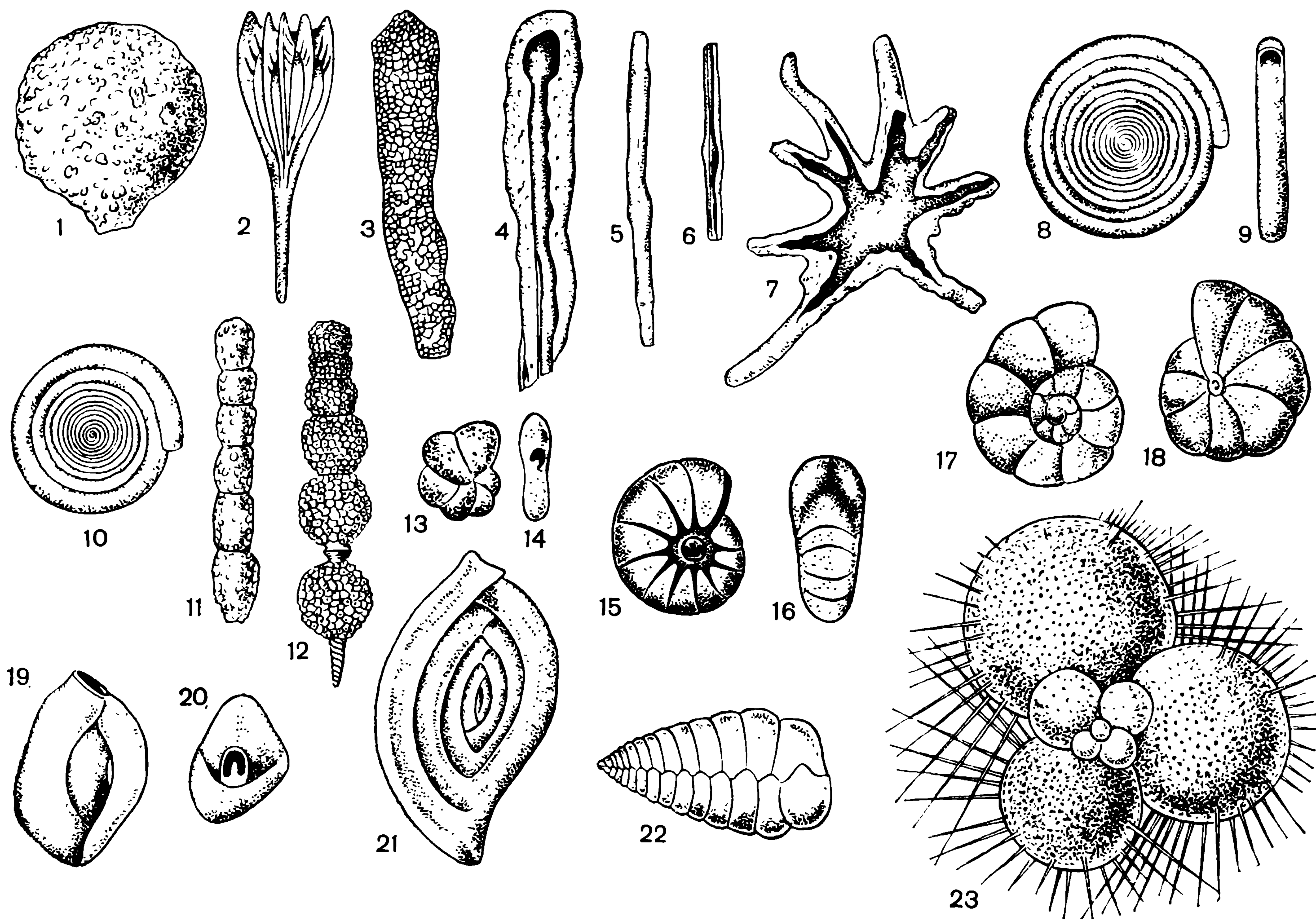


Рис. 22. Раковинки различных фораминифер:

1 — Saccamina sphaerica; *2* — Lagena plurigera; *3* — Hyperammina elongata; *4* — H. elongata в разрезе; *5* — Rhabdammina linearis; *6* — Rh. linearis в разрезе; *7* — Astrorhiza limicola; *8* — Ammodiscus incertus, вид сбоку; *9* — A. incertus, вид со стороны устья; *10* — Cornuspira involvens; *11* — Rheopax nodulosus; *12* — Nodosaria hispida; *13* — Haplophragmoides canariensis, вид сбоку; *14* — H. canariensis, вид со стороны устья; *15* — Nonion umbilicatulus; *16* — N. umbilicatulus, вид со стороны устья; *17* — Discorbis vesicularis; *18* — D. vesicularis, вид со стороны основания; *19* — Quinqueloculina seminulum, вид сбоку; *20* — Qu. seminulum, вид со стороны устья; *21* — Spiroloculina depressa; *22* — Textularia sagittula; *23* — Globigerina sp.

ном. Наиболее крупных из фораминифер, раковина которых имеет 5—6 см в диаметре, уже нельзя назвать микроскопическими организмами. Наиболее крупные (роды Cornuspira и др.) живут на больших глубинах.

Среди известковых раковин фораминифер в свою очередь можно различить две группы.

Однокамерные фораминиферы имеют одну-единственную полость внутри раковины, которая сообщается с наружной средой устьем. Форма однокамерных раковин разнообразна. У одних (например, Lagena) раковинка напоминает бутылочку с длинным горлышком, иногда снабженную ребрами (рис. 22, *2*).

Очень часто происходит спиральное закручивание раковины, и тогда внутренняя полость ее становится длинным и тонким каналом (например, Ammodiscus, рис. 22, *8*, *9*).

Большинство известковых раковин корненожек не однокамерные, а многокамерные. Внутренняя полость раковины поделена перегородками на ряд камер, число которых может достигать несколько десятков и сотен. Перегородки между камерами не сплошные, в них имеются отверстия, благодаря чему протоплазматическое тело корненожки не расчленено на части, а представляет собой единое целое. Стенки раковинок не у всех, но у многих фораминифер пронизаны мельчайшими порами, которые служат для выхода наружу псевдоподий. Об этом подробнее будет сказано ниже.

Число, форма и взаимное расположение камер в раковинке может быть очень различным, что и создает огромное разнообразие фораминифер (рис. 22). У некоторых видов камеры расположены в один прямой ряд (например, Nodosaria, рис. 22, *12*), иногда же их расположение двурядное (Textularia, рис. 22, *22*). Широко распространена спиральная форма раковины, когда отдельные камеры расположены по спирали, причем по мере приближения к камере, несущей устье, размеры их возрастают. Причины этого постепенного нарас-

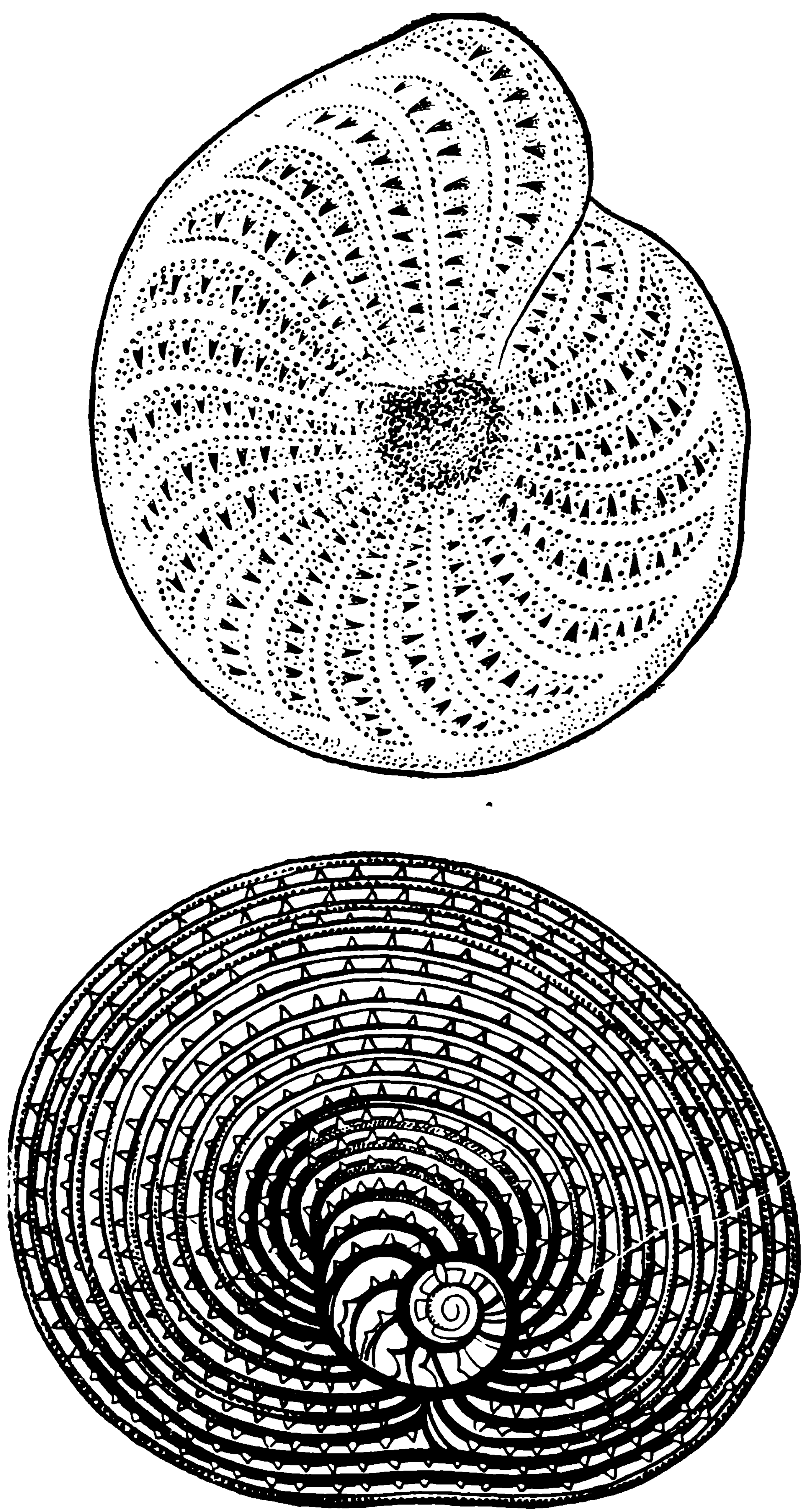


Рис. 23. Раковины фораминифер:
вверху — Elphidium strigilata; *внизу* — Archiacina verworni.

тания размеров камер станут понятны, когда мы рассмотрим ход их развития.

В спиральных раковинках фораминифер имеется несколько оборотов спирали. Наружные (более крупные) обороты могут быть расположены рядом с внутренними оборотами (рис. 22, *17*, *18*) так, что все камеры видны снаружи. Это э в о л ю т н ы й тип раковины. У других форм наружные (более крупные) камеры целиком или частично охватывают внутренние камеры (рис. 23). Это и н в о л ю т н ы й тип раковины. Особую форму строения раковины находим у фораминифер *милиолид* (семейство Miliolidae, рис. 22, *19*). Здесь камеры сильно вытянуты параллельно продольной оси раковины и расположены в нескольких пересекающихся плоскостях. Вся раковина в целом оказывается продолговатой и по форме несколько напоминает тыквенное зерно. Устье расположено на одном из полюсов и обычно снабжено зубцом.

Большой сложностью строения отличаются раковинки, относящиеся к ц и к л и ч е с к о м у типу (роды Archiacina, Orbitolites и др., рис. 23, 24). Число камер здесь очень велико, причем внутренние камеры располагаются по спирали, наружные — концентрическими кольцами.

Биологическое значение столь сложного строения многокамерных раковинок корненожек заключается в том, что многокамерные раковинки по сравнению с однокамерными обладают гораздо большей прочностью. Основное биологическое значение раковинки — защита мягкого протоплазматического тела корненожки. При многокамерном строении раковинки эта функция осуществляется весьма совершенно.

Как устроено мягкое протоплазматическое тело фораминифер?

Внутренняя полость раковины заполнена ц и т о п л а з м о й. Внутри раковинки помещается и я д е р н ы й а п п а р а т. В зависимости от стадии размножения (о чем будет сказано ниже) ядро может быть одно или их несколько. Из раковинки через устье наружу выдаются многочисленные очень длинные и тонкие псевдоподии, ветвящиеся и анастомозирующие между собой. Эти особые свойственные фораминиферам ложные ножки называют р и з о п о д и я м и. Последние образуют вокруг раковинки тончайшую сеточку, общий диаметр которой обычно значительно превосходит диаметр раковинки (рис. 24). У тех видов фораминифер, у которых имеются поры, ризоподии выдаются наружу через поры.

Функция ризоподий двоякая. Они являются органоидами движения и захвата пищи. К ризоподиям «прилипают» различные мелкие пищевые частицы, очень часто это бывают одноклеточные водоросли. Переваривание их может происходить двояко. Если частичка мала, она постепенно как бы «скользит» по поверхности ризоподии и через устье втягивается внутрь раковинки, где и происходит переваривание. Если пищевая частица велика и не может быть втянута внутрь раковины через устье, то переваривание происходит вне раковинки. Вокруг пищи при этом собирается цитоплазма и образуется местное, иногда довольно значительное утолщение ризоподии, где и осуществляются процессы пищеварения.

Выполненные с применением цейтраферной киносъемки исследования показали, что цитоплазма, входящая в состав ризоподии, находится в непрерывном движении. Вдоль ризоподии в центростремительном (к раковине) и центробежном (от раковины) направлениях довольно быстро текут токи цитоплазмы. По двум сторонам тонкой ризоподии цитоплазма как бы струится в противоположных направлениях.

В цитоплазме фораминифер обычно в большом количестве присутствуют симбионты — одноклеточные организмы, относящиеся к различным группам органического мира. Чаще всего это прокариоты — бактерии. В других случаях симбионтами являются одноклеточные водоросли. Между симбионтами и их хозяевами фораминиферами устанавливаются тесные взаимоотношения, основанные на обмене веществ. Так, бактерии в теле фораминифер находят среду, благоприятную для жизни и размножения. Вместе с тем часть клеток симбионтов хозяева употребляют в качестве источника пищи. Одноклеточные водоросли в результате фотосинтеза выделяют кислород, который корненожка использует для дыхания.

Размножение. Размножение у фораминифер происходит довольно сложно. У большинства видов оно связано с чередованием двух разных форм: бесполого и полового. Не вдаваясь в детали, рассмотрим его на каком-нибудь конкретном примере.

На рисунке 25 изображен жизненный цикл фораминиферы Elphidium crispa. Этот вид представляет собой типичную многокамерную фораминиферу со спирально закрученной раковинкой. Начнем рассмотрение цикла с многокамерной корненожки, обладающей маленькой зародышевой камерой в центре спирали (микросферическое поколение).

В цитоплазме корненожки первоначально имеется одно ядро. Бесполое размножение начинается с того, что ядро последовательно несколько раз делится, в результате чего образуется множество небольшого размера ядер (обычно несколько десятков, иногда свыше сотни). Затем вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы и все протоплазматическое тело корненожки распадается на множество (по числу ядер) одноядерных амебообразных зародышей, которые выходят через устье наружу. Сразу же вокруг амебовидного зародыша выделяется тонкая известковая раковинка, которая и явится первой (эмбриональной) камерой будущей многокамерной раковины. Таким образом, при бесполом размножении на первых стадиях своего развития корненожка является однокамерной. Однако очень скоро к этой первой камере начинают добавляться следующие. Происходит это так: из устья сразу выступает наружу некоторое количество цитоплазмы, которая тотчас же выделяет раковинку. Затем наступает пауза, в течение которой простейшее усиленно питается и масса протоплазмы его увеличивается внутри раковины. Затем вновь часть цитоплазмы выступает из устья и вокруг нее образуется очередная известковая камера. Этот процесс повторяется несколько раз: возникают все новые и новые камеры, пока раковина не достигнет характерных для данного вида размеров. Таким образом, развитие и рост раковины носят ступенчатый характер. Размеры и взаимное положение камер определяется тем, какое количество цитоплазмы выступает из устья и как эта цитоплазма располагается по отношению к предшествующим камерам.

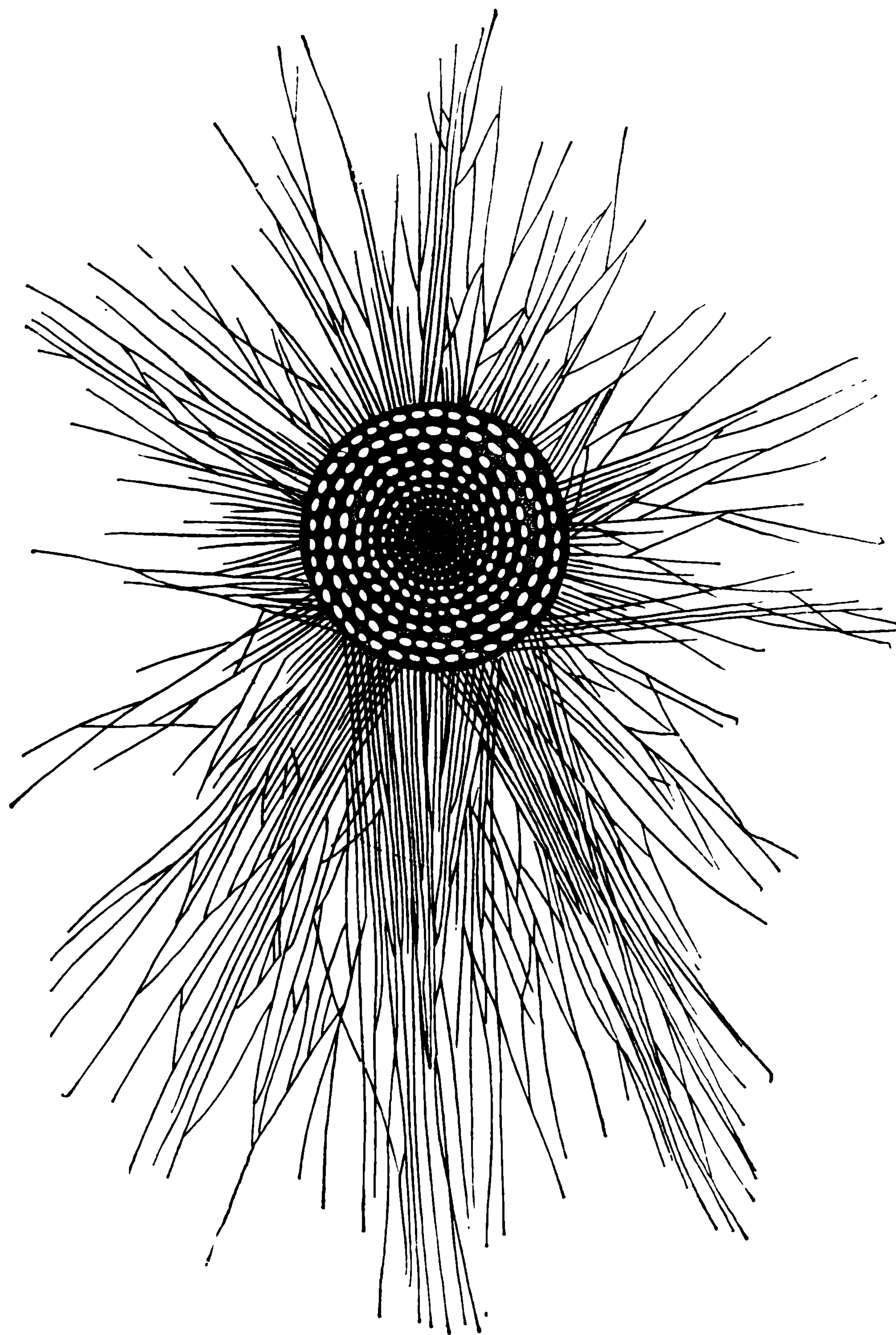


Рис. 24. Фораминифера Orbitolites complanatus с ризоподиями.

Мы начали рассмотрение жизненного цикла Elphidium с раковинки, обладавшей маленькой эмбриональной камерой. В результате бесполого размножения получается раковинка, эмбриональная камера которой значительно крупнее, чем у той особи, которая приступала к бесполому размножению. В результате бесполого размножения получаются особи макросферического поколения, которые существенно отличаются от дающего им начало микросферического. В данном случае потомство оказывается не вполне похожим на родителей.

Каким же путем возникают особи микросферического поколения? Они развиваются в результате полового размножения макросферического поколения. Происходит это следующим образом.

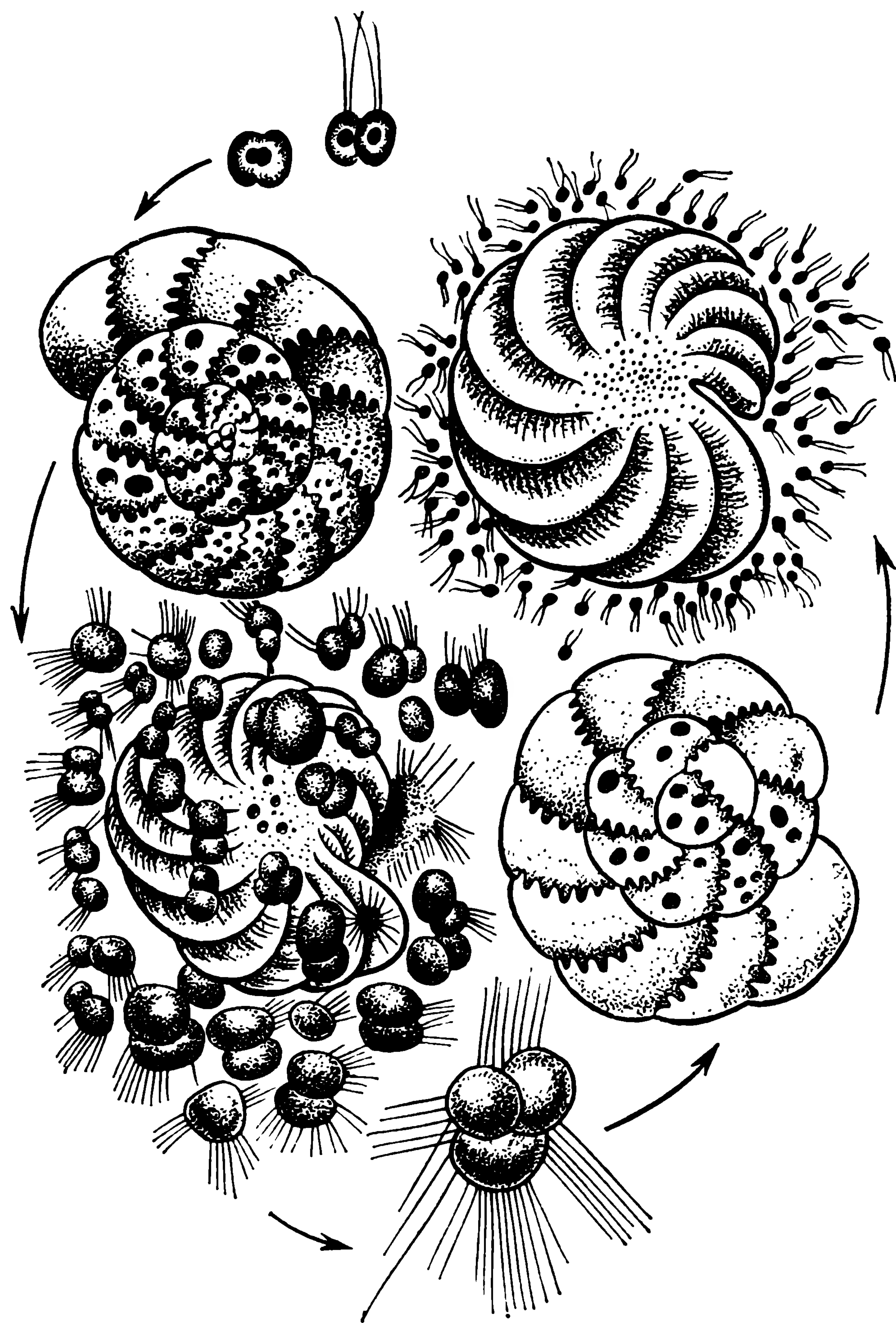


Рис. 25. Жизненный цикл фораминиферы Elphidium crispa: *слева внизу*—выход зародышей, образовавшихся в результате бесполого размножения; *сверху справа* — выход гамет и их копуляция.

Как и при бесполом размножении, половой процесс начинается с деления ядра. Количество образующихся при этом ядер значительно больше, чем при бесполом размножении. Вокруг каждого ядра обособляется небольшой участок цитоплазмы, и таким путем формируется огромное количество (тысячи) одноядерных клеток[1]. Каждая из них снабжена двумя жгутиками, благодаря движению которых клетки активно и быстро плавают. Эти клетки являются половыми клетками (гаметами). Они сливаются друг с другом попарно, причем слияние затрагивает не только цитоплазму, но и ядра. Этот процесс слияния гамет и есть половой процесс. Образующаяся в результате слияния гамет (оплодотворения) клетка носит название зиготы. Она дает начало новому микросферическому поколению фораминиферы. Вокруг зиготы сразу же по ее образовании выделяется известковая раковина — первая (эмбриональная) камера. Затем процесс развития и роста раковины, сопровождающийся увеличением числа камер, осуществляется по тому же типу, как и при бесполом размножении. Раковина получается микросферической потому, что размер зиготы, выделяющей эмбриональную камеру, во много раз меньше одноядерных амебовидных зародышей, образующихся при бесполом размножении. В дальнейшем микросферическое поколение приступит к бесполому размножению и вновь даст начало макросферическим формам.

На примере жизненного цикла фораминифер мы встречаемся с интересным биологическим явлением закономерного чередования двух форм размножения — бесполого и полового, сопровождающегося чередованием двух поколений — микросферического (развивается из зиготы в результате оплодотворения) и макросферического (развивается из одноядерных амебоидных зародышей в результате бесполого размножения).

Отметим еще одну интересную особенность полового процесса фораминифер. Известно, что у большинства животных организмов образуются гаметы двух категорий. С одной стороны, это крупные, богатые протоплазмой и запасными питательными веществами неподвижные яйцевые (женские) клетки, а с другой — мелкие подвижные сперматозоиды (мужские половые клетки). Подвижность сперматозоидов обычно связана с наличием у них активно двигающегося нитевидного хвостового отдела. У фораминифер, как мы видели, морфологических (структурных) различий между половыми клетками нет. По строению своему все они одинаковы и благодаря наличию жгутиков обладают подвижностью. Здесь нет еще структурных различий, которые позволили бы различать мужские и женские гаметы. Такая форма полового процесса является исходной, примитивной.

Есть еще одна особенность жизненного цикла фораминифер: соотношение гаплоидной и диплоидной фаз клеточного ядра. У всех многоклеточных животных соматические клетки имеют парный (диплоидный) набор хромосом. Каждая хромосома представлена двумя гомологичными структурами. При развитии половых клеток (гамет) происходит мейоз, в результате которого гомологичные хромосомы отходят к разным полюсам митотического веретена и число хромосом становится одинарным (гаплоидным). Таким образом, уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое осуществляется при созревании гамет и носит название гаметической редукции. У фораминифер дело обстоит иначе. У них мейоз и соответственно редукция числа

[1] У некоторых видов фораминифер не все ядра участвуют в формировании гамет. Часть их остается в виде вегетативных ядер, не участвующих в процессах размножения. Этим вегетативные ядра напоминают макронуклеусы инфузорий.

хромосом происходят не при образовании гамет, а при формировании клеток бесполого размножения, дающих начало макросферическому поколению. Таким образом, развивающееся в результате бесполого размножения поколение (макросферическое) несет в ядрах гаплоидный комплекс хромосом. Напротив, микросферическое поколение, возникающее из зиготы (результат слияния гамет при оплодотворении), диплоидно. Здесь чередование поколений и форм размножения связано с чередованием гаплоидной и диплоидной фаз клеточного ядра. Оно носит название гетерофазного. В животном мире фораминиферы представляют собой единственный пример гетерофазного чередования поколений.

Среда обитания. В океанах и морях фораминиферы распространены повсеместно. Их находят во всех широтах и на всех глубинах, начиная от прибрежной литоральной зоны и кончая самыми глубокими абиссальными впадинами. Все же наибольшее разнообразие видов фораминифер встречается на глубинах до 200—300 м. Подавляющее большинство видов фораминифер является обитателями придонных слоев, входят в состав бентоса. Лишь очень немногие виды живут в толще морской воды, являются планктонными организмами. Изучение распределения корненожек в океане показало, что оно зависит от ряда факторов внешней среды — от температуры, глубины, солености. Для каждой из зон типичны свои виды фораминифер. Их видовой состав может служить хорошим показателем условий среды обитания.

Среди фораминифер имеются немногочисленные виды, ведущие планктонный образ жизни. Они постоянно «парят» в толще водяной массы. Типичный пример планктонных фораминифер — разные виды *глобигерин* (Globigerina, рис. 26). Строение их раковинок резко отличается от строения раковинок донных корненожек. Раковинки глобигерин более тонкостенные, а главное, несут многочисленные расходящиеся во все стороны придатки — тончайшие длинные иглы. Это одно из приспособлений к жизни в планктоне. Благодаря наличию игл поверхность тела, а именно отношение поверхности к массе — величина, называемая удельной поверхностью, возрастает. Это увеличивает трение при погружении в воду и способствует «парению» в воде.

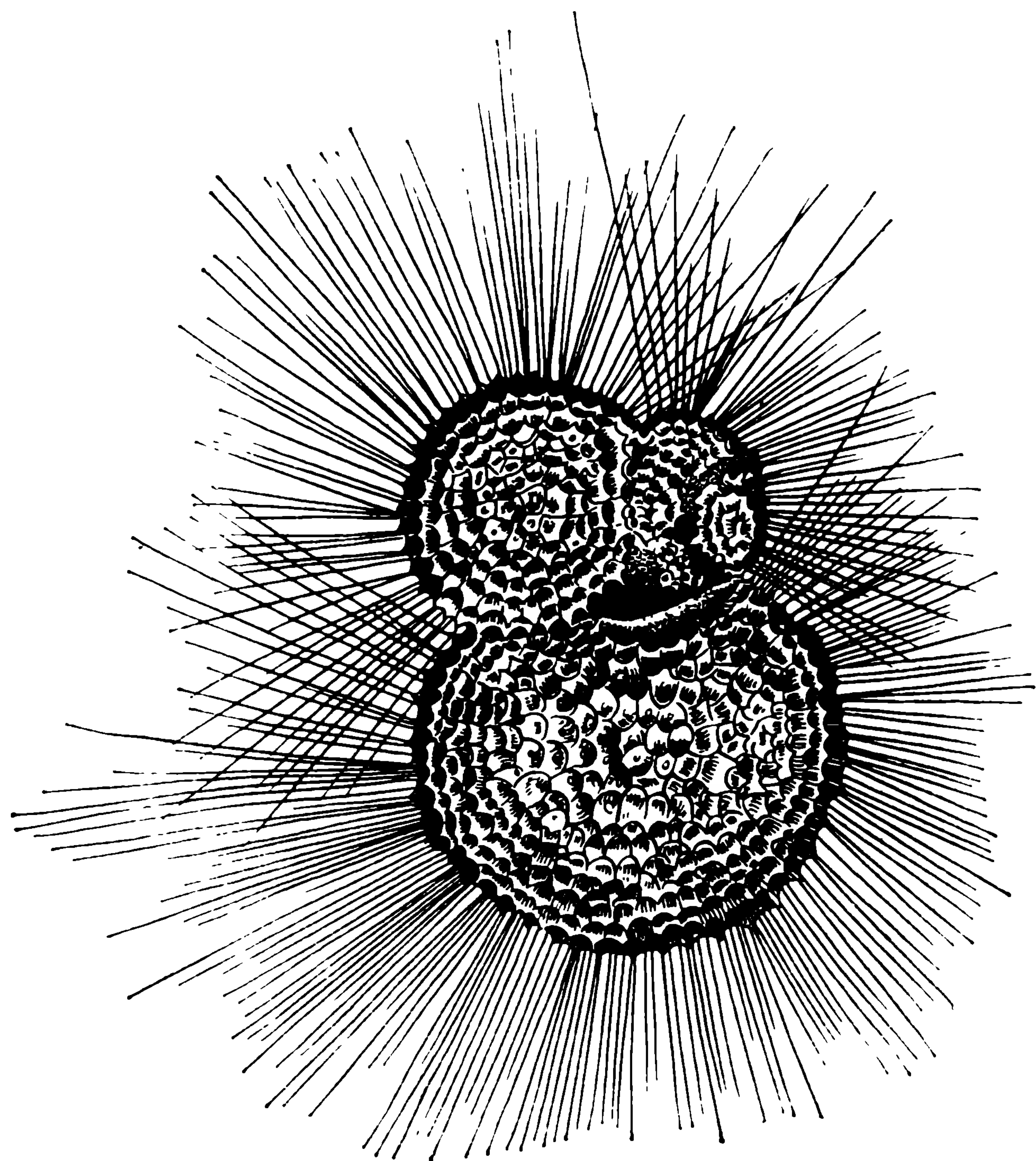


Рис. 26. Планктонная фораминифера Globigerina bulloides.

Широко распространенные в современных морях и океанах фораминиферы были богато представлены и в прежние геологические периоды начиная с самых древних кембрийских отложений. Известковые раковинки после размножения или смерти корненожки опускаются на дно водоема, где входят в состав отлагающегося на дне ила. Процесс этот совершается десятки и сотни миллионов лет; в результате на дне океана образуются мощные отложения, в состав которых входит несметное количество раковинок корненожек. При горообразовательных процессах, которые совершались и совершаются в земной коре, как известно, некоторые области дна океана поднимаются и становятся сушей, суша опускается и становится дном океана. Большая часть современной суши в различные геологические периоды была дном океана. Это относится в полной мере и к территории Советского Союза (за исключением немногих северных районов нашей страны: Кольский полуостров, большая часть Карелии и некоторые другие). Морские донные отложения на суше превращаются в горные осадочные породы. Во всех морских осадочных породах присутствуют раковинки корненожек. Некоторые же отложения, как например меловые, в основной своей массе состоят из раковин корненожек. Столь широкое распространение фораминифер в морских осадочных породах имеет большое значение для геологических работ, и в частности для геологической разведки. Фораминиферы, как и все организмы, не оставались неизменными. В течение геологической истории нашей планеты происходила эволюция органического мира. Изменялись и фораминиферы. Для разных геологических периодов истории Земли характерны свои виды, роды и семейства фораминифер. Известно, что по остаткам организмов в горных породах (окаменелостям, отпечаткам и т. п.) можно определить геологический возраст этих пород. Для этой цели могут быть использованы и фораминиферы. Как ископаемые они

благодаря своим микроскопическим размерам имеют очень большие преимущества, так как могут быть обнаружены в очень небольших количествах горной породы. При геологической разведке полезных ископаемых (в особенности при разведке нефти) широко иопльзуется метод бурения. При этом получается колонка породы небольшого диаметра, охватывающая все слои, через которые прошел бур. Если эти слои представляют собой морские осадочные породы, то в них при микроскопическом анализе всегда обнаруживаются фораминиферы. Ввиду большой практической важности вопрос о приуроченности определенных видов фораминифер к тем или иным осадочным породам известного возраста разработан с большой степенью точности.

КЛАСС ЛУЧЕВИКИ, ИЛИ РАДИОЛЯРИИ (RADIOLARIA)

Еще более обширную по числу видов группу морских саркодовых, чем фораминиферы, образуют *лучевики*, или *радиолярии* (Radiolaria). Этот класс насчитывает 7—8 тыс. видов. Кроме современных видов, радиолярии богато представлены и в ископаемом состоянии. Это обусловлено тем, что у большинства их, так же как и у фораминифер, имеется минеральный скелет.

Строение радиолярий сложно и разнообразно. Вся их организация несет выраженные черты приспособления к планктонному образу жизни, которые весьма совершенны и затрагивают разные стороны строения.

Размеры радиолярий варьируют в довольно широких пределах — от 40 — 50 мкм до 1 мм и более. Имеются немногочисленные колониальные формы радиолярий, размеры которых достигают величины нескольких сантиметров.

Обратимся прежде всего к рассмотрению протоплазматических частей тела радиолярий. Большинство их имеет более или менее ясно выраженную сферическую форму. Характерная особенность строения радиолярий — это наличие центральной капсулы (рис. 27, цв. табл. 2).

Центральная капсула представляет собой мембрану, состоящую из органического вещества и окружающую центральные части цитоплазмы с ядром. Стенки центральной капсулы обычно пронизаны многочисленными мелкими порами, через которые внутрикапсулярная цитоплазма сообщается с экстракапсулярной. Центральную капсулу следует рассматривать как скелетное образование, защищающее внутренние части цитоплазмы и ядерный аппарат (цв. таб. 3). У некоторых радиолярий внутрикапсулярная полость сообщается с экстракапсулярным пространством не многочисленными мелкими отверстиями, а широким отверстием, напоминающим устье раковинок корненожек.

Наружный слой цитоплазмы (эктоплазма) образует у радиолярий широкую зону. В этой зоне располагаются разнообразные включения, составляющие главную массу наружного слоя тела радиолярии. Сама цитоплазма представлена лишь тонкими прослойками между включениями. Основная масса этих включений — слизь, образующая в совокупности мощный слой, называемый калиммой. Кроме слизи, в цитоплазме радиолярий имеются и другие включения, в частности очень часто капли жира. Все эти разнообразные включения уменьшают удельный вес животного и могут рассматриваться как одна из форм приспособления к «парению» в толще воды.

У многих радиолярий в цитоплазме имеются иногда в значительных количествах зеленые (*зоохлореллы*) и желтые (*зооксантеллы*) включения. Это одноклеточные водоросли. Некоторые из этих водорослей относятся к отряду *панцирных жгутиковых* — Dinoflagellata (с. 64). Перед нами типичный пример симбиоза простейшего животного организма с растительным. Это сожительство полезно для обоих компонентов. Водоросли получают в теле радиолярии защиту и, вероятно, некоторые питательные вещества, а также углекислый газ, образующийся при дыхании. Углекислый газ необходим для фотосинтеза зеленого растения. Водоросли в результате фотосинтеза выделяют свободный кислород, используемый радиолярией для дыхания. Кроме того, часть водорослей может перевариваться радиолярией, т. е. служит источником пищи. Водоросли встречаются лишь у радиолярий, живущих на небольших глубинах, куда проникает свет. У глубоководных форм они отсутствуют.

От тела радиолярии наружу отходят многочисленные тончайшие псевдоподии (рис. 27, цв. табл. 2, 3), у некоторых видов анастомозирующие между собой. Они служат для улавливания пищи.

Лишь очень немногие виды радиолярий лишены скелета. У огромного большинства их имеется скелет, выполняющий двойную функцию — защитную и способствующую «парению» в толще воды. Разнообразие форм их скелетов очень велико. Многие скелеты радиолярий, имеющие часто правильную геометрическую форму, необычайно привлекательны. В скелетах радиолярий сочетается большая легкость (у планктонных организмов скелет не может быть тяжелым) с прочностью и часто с наличием разнообразных выростов, увеличивающих поверхность животного. Радиолярии — это один из наиболее красивых и изящных организмов.

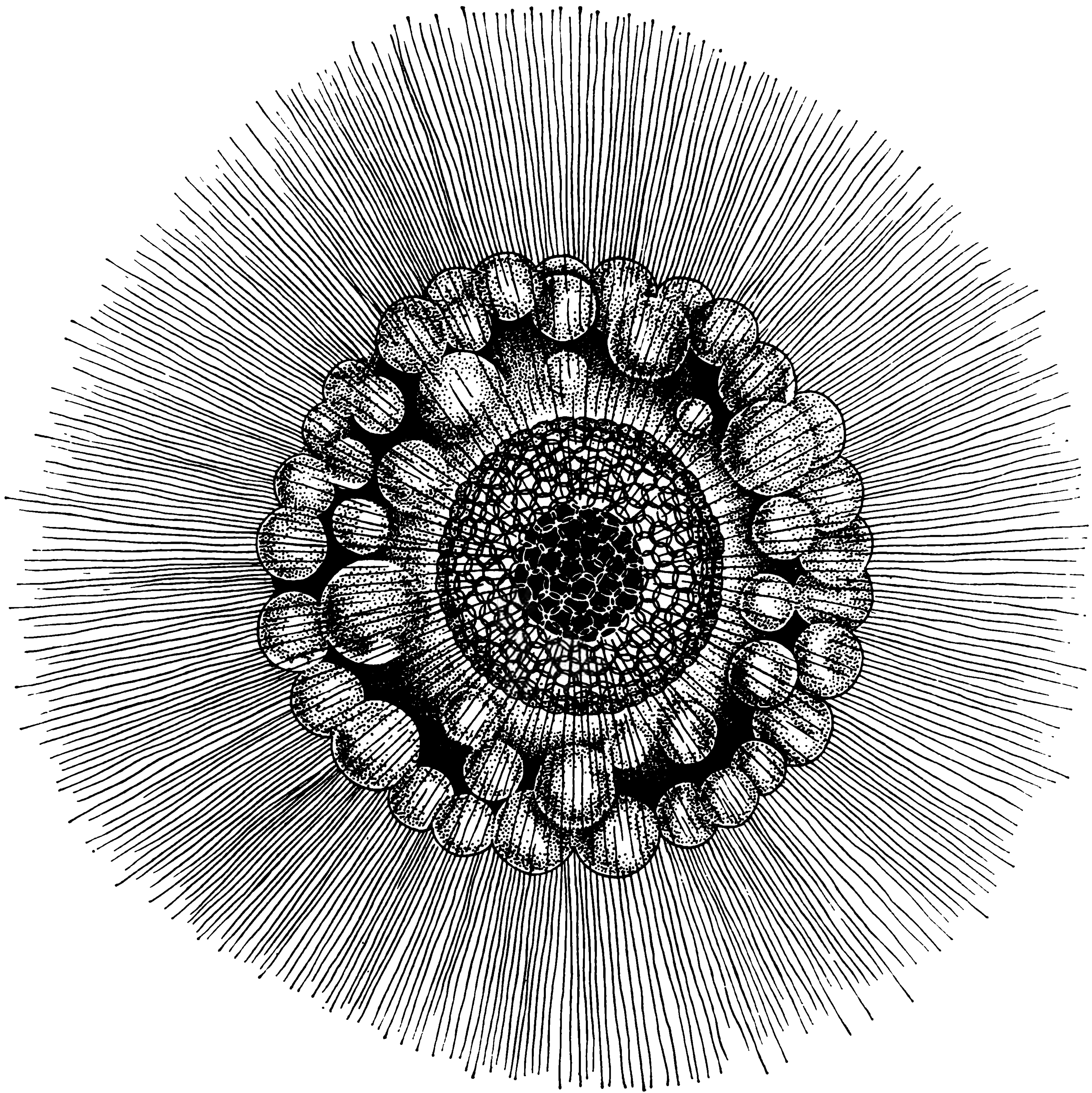


Рис. 27. Радиолярия Thalassicola nucleata:

в центре темноокрашенная центральная капсула, две зоны сильно вакуолизированной цитоплазмы (мелкоячеистая и крупноячеистая), наружу выдаются радиально расположенные тончайшие псевдоподии.

Мы не имеем возможности в этой книге дать подробное описание различных форм радиолярий и ограничимся лишь некоторыми наиболее интересными представителями этой обширной группы простейших (см. цв. табл. 2, 3).

Радиолярии обладают минеральным скелетом. У большинства он слагается из оксида кремния (IV) (SiO_2). В одном из отрядов радиолярий скелет состоит из сульфата стронция ($SrSO_4$).

Класс *радиолярий* состоит из четырех отрядов. Для каждого из отрядов характерны свои типичные формы скелета. Остановимся кратко на рассмотрении этих отрядов (цв. табл. 2, 3).

В отряде *Spumellaria* встречаются единичные виды, лишенные скелета (рис. 27), но у большинства имеется кремневый скелет. Исходная и наиболее примитивная форма его — это отдельные разбросанные в эктоплазме одноостные или трех- и четырехостные микроскопические иглы. У многих Spumellaria эти иглы спаиваются, в результате чего получаются ажурные скелетные шары (цв. табл. 3, *4*, *5*).

Очень часто от шаров отходят радиальные иглы. У некоторых видов образуются не один, а несколько шаров, вложенных друг в друга и соединенных радиальными иглами. Вероятно, эти вложенные друг в друга шары образуются последовательно, по мере роста простейшего (процесс этот остается неизученным). Очень разнообразны кремневые скелеты в отряде Nasselaria. Исходными формами здесь, по-видимому, является четырехлучевая спикула. Три луча ее образуют тре-

ножник, поддерживающий центральную капсулу, четвертый же направлен вверх, образуя апикальную иглу. К этой основной спикуле присоединяются кольца, соединяющие иглы спикулы (цв. табл. 3, *3*). Эти кольца, разрастаясь, образуют очень разнообразные и причудливые формы скелета в виде ажурных шапочек, шлемов, шаров и т. п. (цв. табл. 3, *2*, *3*, *6*). Весьма характерен и типичен скелет радиолярий, относящихся к отряду Acantharia. В химическом отношении он имеет иной состав, чем Spumellaria и Nasselaria, а именно состоит из сульфата стронция, который довольно легко растворим в морской воде. Поэтому после отмирания животного скелет акантарий растворяется, тогда как кремневые скелеты (Spumellaria и Nasselaria) опускаются на дно и входят в состав ила.

Основу скелета акантарий составляют 20 радиально расположенных игл, сходящихся в центре животного (цв. табл. 2, *7*). Эти иглы образуют пять поясов, по четыре иглы в каждом. Их свободные концы торчат из тела радиолярии наружу. Эта исходная для Acantharia форма скелета у разных видов претерпевает разнообразные видоизменения. Иглы могут быть развиты в различной степени. Например, у Diplocercus (цв. табл. 2, *4*) преобладают две иглы. Очень красив скелет Lithoptera (цв. табл. 2, *7*). Здесь преимущественно развиты четыре иглы, на которых развиваются ответвления, образующие решетки. Весь скелет приобретает характер ажурной пластинки. Скелетные иглы акантарий прикрепляются к наружному слою цитоплазмы при помощи особых волоконец, расположенных вокруг игл. Эти волоконца способны сокращаться. При их сокращении или, наоборот, удлинении меняется общий объем протоплазматического тела радиолярии. Эти изменения представляют собой очень тонкую «настройку» для поддержания животного в состоянии «парения» в толще воды. При колебании температуры или солености плотность морской воды не остается постоянной. Увеличение или уменьшение объема тела радиолярии меняет удельный вес животного в соответствии с физическими свойствами воды.

В высшей степени разнообразны и трудно сводимы к какой-либо общей схеме кремнеземные скелеты четвертого отряда радиолярий — Pheodaria (цв. табл. 2, *3*, *6*), куда относятся наиболее глубоководные виды. Скелет одних, аналогично Spumellaria, представляет собой вложенные друг в друга шары. У других имеются две створки, окружающие центральную капсулу. К этим элементам скелета добавляются разнообразные, иногда ветвящиеся радиальные отростки — и г л ы. Нередко имеется периферически лежащая зона тонких полых игл, расположенных в несколько слоев. Многообразие в строении скелета у Pheodaria поразительно!

От представителей других отрядов радиолярий представители Pheodaria отличаются тем, что центральная капсула их имеет одно или три широких отверстия, сообщающих внутрикапсулярную полость с экстракапсулярным пространством (вместо многочисленных пор, имеющихся у других радиолярий). Кроме того, в экстракапсулярной цитоплазме в области отверстия, ведущего в полость центральной капсулы, у Pheodaria имеется особое, обычно окрашенное в коричневый цвет скопление пигмента, выделительных телец и нередко пищевых включений. Эти резко выделяющиеся благодаря своему яркому цвету на фоне бесцветной цитоплазмы образования носят название ф е о д и у м а. Вопрос о физиологическом значении феодиума остается неясным.

Размножение радиолярий до сих пор изучено недостаточно, несмотря на то что многие ученые занимались исследованием этих интересных животных. Объясняется это в значительной мере тем, что никому еще не удалось длительное время содержать культуру радиолярий в аквариумах. Эти подлинные «дети моря» не выносят лабораторных условий существования. У некоторых крупных видов, которые имеют скелет, состоящий из отдельных игл, наблюдалось размножение путем деления надвое. У видов, обладающих сложным монолитным скелетом, такой способ размножения невозможен, так как прочный минеральный скелет не может разделиться на две половинки. По-видимому, у таких видов происходит формирование одноядерных зародышей (б р о д я ж е к), подобно тому как это происходит при бесполом размножении фораминифер (с. 51).

У некоторых радиолярий имеются очень крупные ядра с большим количеством хроматина (ДНК). Ученые считают, что эти ядра п о л и п л о и д н ы, т. е. содержат большое число характерных для вида наборов хромосом. При бесполом размножении тело радиолярий распадается на множество снабженных жгутиками клеток (бродяжек), каждая из которых дает начало новой особи радиолярии с центральной капсулой, скелетом и т. п. При образовании бродяжек сложное (вероятно, полиплоидное) ядро распадается на ряд более мелких ядер, несущих одинарный (гаплоидный или диплоидный) комплекс хромосом. По ходу развития бродяжки во взрослую особь увеличивается число наборов хромосом в ядре без деления самого ядра, т. е. происходит его п о л и п л о и д и з а ц и я. Так вновь возникает богатое хроматином полиплоидное ядро.

Вопрос о наличии у радиолярий полового процесса остается открытым. Русский ученый В. Т. Ш е в я к о в (1859—1930) описал у акантарий образование жгутиковых гамет, их копуляцию и дальнейшее развитие зиготы во взрослую радиолярию. Выяснение этого вопроса тре-

бует дальнейших исследований. Дело чрезвычайно усложняется еще и тем обстоятельством, что в теле радиолярий часто живут (с. 21) симбиотические, а иногда и паразитические водоросли и жгутиконосцы. Эти организмы в свою очередь при размножении образуют снабженные жгутиками бродяжки, которые выходят из тела радиолярии. Не всегда легко бывает решить вопрос, имеем ли мы дело с бродяжками, принадлежащими самой радиолярии, или же с бродяжками живущих в их теле растительных организмов.

Среда обитания. Радиолярии, так же как и фораминиферы, — исключительно обитатели моря. Все они — планктонные организмы. Жизнь их протекает в состоянии «парения» в морской воде. Наибольшее число видов радиолярий приурочено к тропическим и субтропическим водам. В холодных морях число видов их невелико. Для Атлантического океана, например, установлено, что в экваториальной области число видов радиолярий из отряда Acantharia в 10 раз превышает таковое в северных районах.

Такие же примерно соотношения наблюдаются и в Тихом океане. В арктических морях радиолярий мало. Например, в Карском море их найдено только 15 видов.

Указанные закономерности в географическом распределении радиолярий справедливы для поверхностных слоев океана, температура которых определяется широтным фактором. По мере углубления в толщу водной массы различия в температурах между южными и северными широтами постепенно стираются, в связи с чем уменьшаются и различия в фауне радиолярий.

Кроме отчетливо выраженной зависимости распределения радиолярий от широтного фактора, что связано в первую очередь с температурой, у них отчетливо выражена и вертикальная зональность. Этот вопрос был изучен, например, довольно подробно в области Курило-Камчатской впадины Тихого океана, где глубины достигают 10 тыс. м. Среди радиолярий можно различить две группы видов. Одна не приурочена или слабо приурочена к какой-либо определенной глубине и встречается в разных глубинных зонах. Такие виды называют эврибатными. Другие, напротив, более или менее характерны для определенной глубины — это стенобатные формы. В области Курило-Сахалинской впадины было обнаружено довольно много таких стенобатных видов, причем некоторые из них были найдены лишь на глубинах, превышающих 4000 м.

Для стенобатных видов радиолярий Курило-Камчатской впадины Тихого океана их приуроченность к определенным глубинам совпадает с приуроченностью к определенным температурам. Наиболее глубоководные (абиссальные) виды живут при постоянной температуре 1,5—2,0°С. Среднеглубинные виды распространены в относительно теплой водной массе с температурой 3,5°С. Виды, приуроченные к небольшим глубинам, заселяют характерный для этой области океана холодный слой воды с температурами около 0°С. Наконец, виды, живущие в поверхностных слоях, подвергаются сезонным колебаниям температуры (средняя годовая температура этого слоя 2,6°С).

В Неаполитанском заливе Средиземного моря русский ученый проф. В. Т. Шевяков проводил в течение нескольких лет наблюдения за распределением радиолярий. В частности, оказалось, что радиолярии отряда Acantharia чрезвычайно чувствительны к малейшим изменениям условий среды, в том числе, например, к опреснению. Обычно *акантарии* распределены преимущественно в поверхностных слоях моря. Однако после сильных дождей они «спасаются» от опреснения и опускаются на глубины 100—200 м. Через 1—2 суток акантарии вновь поднимаются в поверхностные слои.

Акантарии оказались очень чувствительными и к волнению. При сильной волне они уходят на глубину 5—10 м. В зимние месяцы в связи с похолоданием поверхностных слоев моря акантарии также опускаются на глубины 50—200 м, где температура воды выше.

Среди четырех рассмотренных выше (с. 55) отрядов радиолярий Acantharia являются по преимуществу обитателями поверхностных слоев моря. Три остальных отряда (Spumellaria, Nasselaria, Pheodaria) в большей своей части приурочены к глубинным частям.

Из морей, омывающих берега Советского Союза, наиболее богаты радиоляриями дальневосточные моря. Внутренние моря (Каспийское, Азовское) совершенно лишены радиолярий. Это связано, очевидно, с их опреснением по сравнению с Мировым океаном. В северных морях как европейской, так и азиатской части СССР радиолярии очень немногочисленны, что связано с преобладающими здесь низкими температурами.

Радиолярий нередко находят и в ископаемом состоянии в осадочных морских породах. В ископаемом состоянии известны представители двух отрядов — Spumellaria и Nasselaria. Скелет Acantharia, состоящий из сульфата стронция ($SrSO_4$), в ископаемом состоянии не сохраняется, так как довольно легко растворяется в воде.

Ископаемые радиолярии встречаются в осадочных породах различного геологического возраста, начиная с кембрийских отложений. Это говорит о том, что радиолярии представляют собой очень древнюю группу животного мира. Существуют некоторые древние осадочные породы, в которых среди прочих органических остатков скелеты радиолярий преобладают, составляя основную массу их (такие породы получили название радиоляриты). На территории Советского Союза радиоляриты известны в силурийских и девон-

ских отложениях Урала, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке (в пермских отложениях Сихотэ-Алиня). Остров Барбадос (Карибское море), входящий в группу Малых Антильских островов, в основном слагается из трепела — породы, состоящей из скелетов радиолярий. На острове есть гора высотой 360 м, построенная из трепела. Здесь найдено свыше 200 видов радиолярий, причем скелеты их очень хорошо сохранились.

Радиолярии, кроме пород, состоящих преимущественно из их скелетов, присутствуют в различных количествах во многих других осадочных морских породах (известняки, мел, сланцы и т. п.).

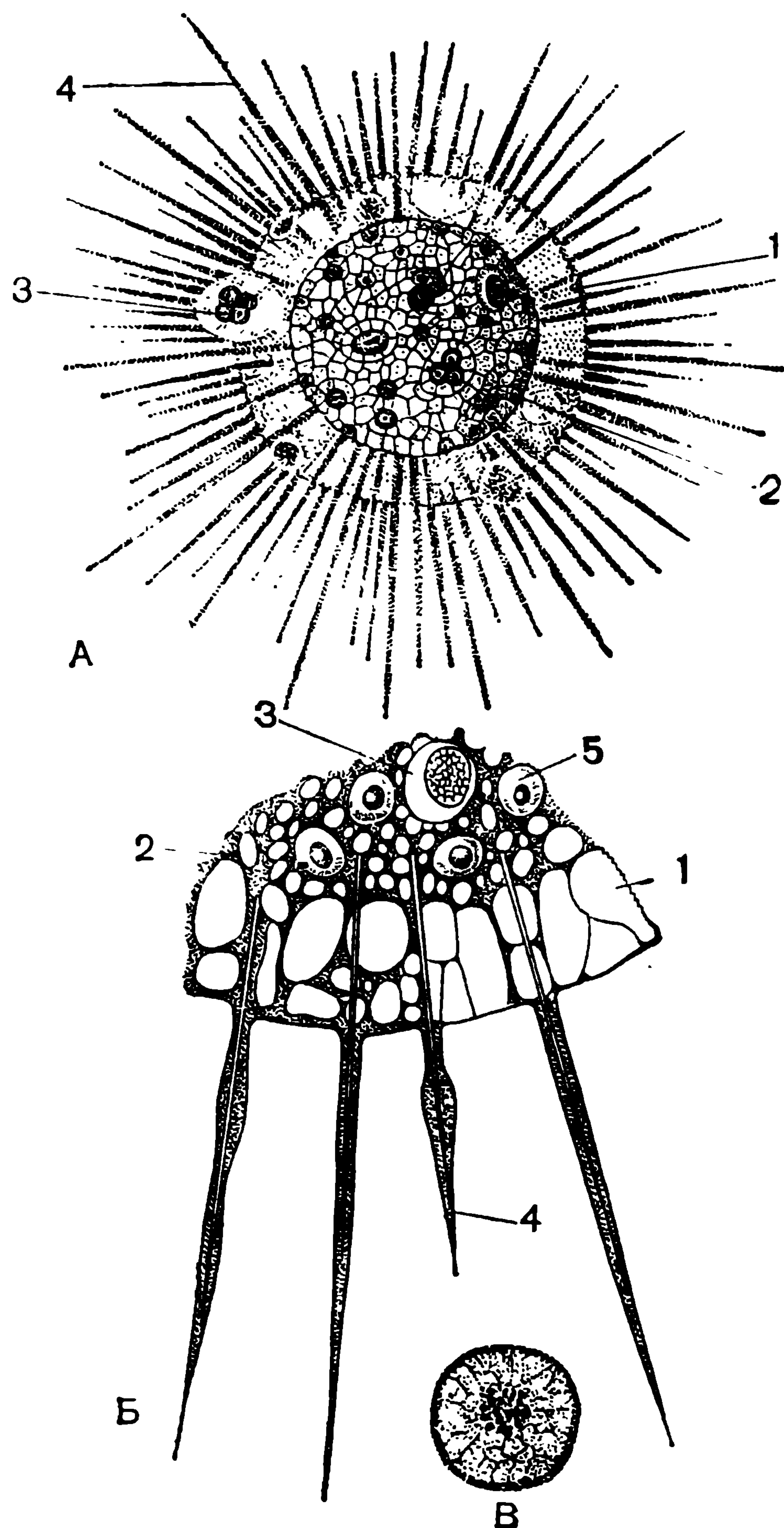
В связи с таким широким распространением в морских отложениях радиолярии наряду с фораминиферами (с. 50) играют важную роль при определении возраста горных пород.

КЛАСС СОЛНЕЧНИКИ (HELIOZOA)

К классу *солнечников* (Heliozoa) относится всего несколько десятков видов простейших.

Строение и способ питания. В небольших пресноводных водоемах — прудах, канавах — в летнее время нередко можно встретить солнечника Actinosphaerium eichhorni (рис. 28).

Рис. 28. Солнечник Actinosphaerium eichhorni:
А — общий вид; *Б* — участок тела при большом увеличении; *В* — ядро при большом увеличении; *1* — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — пища; *4* — аксоподии; *5* — ядро.



Тело Actinosphaerium шарообразно, достигает в диаметре 1 мм, так что его хорошо видно простым глазом. Многочисленные тонкие совершенно прямые псевдоподии расходятся по радиусам во все стороны. Постоянство формы псевдоподий обусловлено тем, что внутри них проходит прочная эластичная осевая нить. Такой тип строения псевдоподий носит название аксоподий.

Цитоплазма солнечника имеет ячеистую структуру и распадается на два слоя: наружный, более светлый,— корковый (эктоплазма) и внутренний — сердцевинный (эндоплазма). Эктоплазма занимает примерно $^1/_6$—$^1/_{10}$ часть всего диаметра тела животного. В этом наружном слое вакуоли особенно крупны и заполнены прозрачным содержимым. Среди них выделяются по своим размерам две (а иногда и большее количество) особенно крупные вакуоли, которые периодически сокращаются. Это сократительные вакуоли. Частота их сокращения при комнатной температуре около 1 мин.

Эндоплазма обладает гораздо более мелкой ячеистостью, чем эктоплазма, и заполнена обычно многочисленными пищевыми включениями. Здесь происходит внутриклеточное пищеварение. Непереваренные остатки пищи выбрасываются наружу через слой эктоплазмы. Существенным отличием солнечников от радиолярий является отсутствие у них центральной капсулы.

Каким образом солнечник ловит добычу и чем он питается? Добыча улавливается псевдоподиями. Если какое-либо мелкое животное или растение прикоснется к псевдоподии, то оно тотчас же прилипает к ней и очень скоро теряет способность двигаться. Вероятно, животных парализует какое-то ядовитое, выделяемое цитоплазмой солнечника вещество. К захваченной добыче склоняются соседние псевдоподии (аксоподии), и она их совместными движениями подводится к поверхности коркового слоя цитоплазмы. Нередко навстречу пище со стороны эктоплазмы образуется временная короткая тупая псевдоподия, способствующая захвату ее. В эктоплазме пища не задерживается, а тотчас же переходит в эндоплазму, где и переваривается.

Пищевые объекты солнечников разнообразны. Это могут быть различные простейшие (*инфузории, жгутиконосцы*), но также и мелкие многоклеточные животные (например, *коловратки*, мелкие *ресничные черви*).

Среда обитания. Часть солнечников распространена в пресной, часть — в морской воде. Большинство солнечников — свободноплавающие в толще воды организмы, лишенные минерального скелета. Некоторые виды ведут прикрепленный к субстрату образ жизни.

Солнечники могут вести себя в водоеме различным образом. Часто они «парят» в придонном слое толщи воды. Кроме того, они могут передвигаться и по субстрату, как бы катиться по дну, медленно изгибая аксоподии.

Размножение. Размножаются солнечники Actinosphaerium делением. Тело солнечника при этом перетягивается на две более или менее одинаковые половинки. Этому предшествует деление ядер, которое, однако, не протекает одномоментно, а растягивается на весь промежуток времени между двумя делениями солнечника. Наряду с бесполым у солнечников имеется и половое размножение, протекающее довольно сложно.

Ядерный аппарат солнечника Actinosphaerium состоит из множества одинаковых ядер (у крупных особей число их может достигать 200 и даже более), всегда расположенных только в эндоплазме. Actinosphaerium — пример многоядерного простейшего.

Кроме крупного Actinosphaerium, в пресных водах встречаются и другие, более мелкие виды солнечников, близких по строению к Actinosphaerium. Укажем, например, на часто встречающихся мелких Actinophrys sol, обладающих, в отличие от Actinosphaerium, лишь одним ядром. В море тоже встречаются солнечники, по строению напоминающие Actinosphaerium, например многоядерные Camptonema nutans.

Среди солнечников как пресноводных, так и морских, имеются некоторые виды с минеральным скелетом из оксида кремния (IV), подобно радиоляриям. Примером может служить пресноводная Clathrulina elegans (рис. 29). Это небольшой солнечник с типичными радиальными аксоподиями, тело которого окружено тонким скелетом в форме ажурного шарика. При помощи тонкой ножки организм этот прикрепляется к субстрату. В эндоплазме имеется одно ядро. При размножении Clathrulina протоплазма делится внутри скелета на две дочерние особи, которые выходят наружу, через отверстие в скелете, а затем образуют новый скелет и стебелек.

В процессе эволюции саркодовые, приспосабливаясь к различным средам обитания, дали большое разнообразие форм. Организация саркодовых

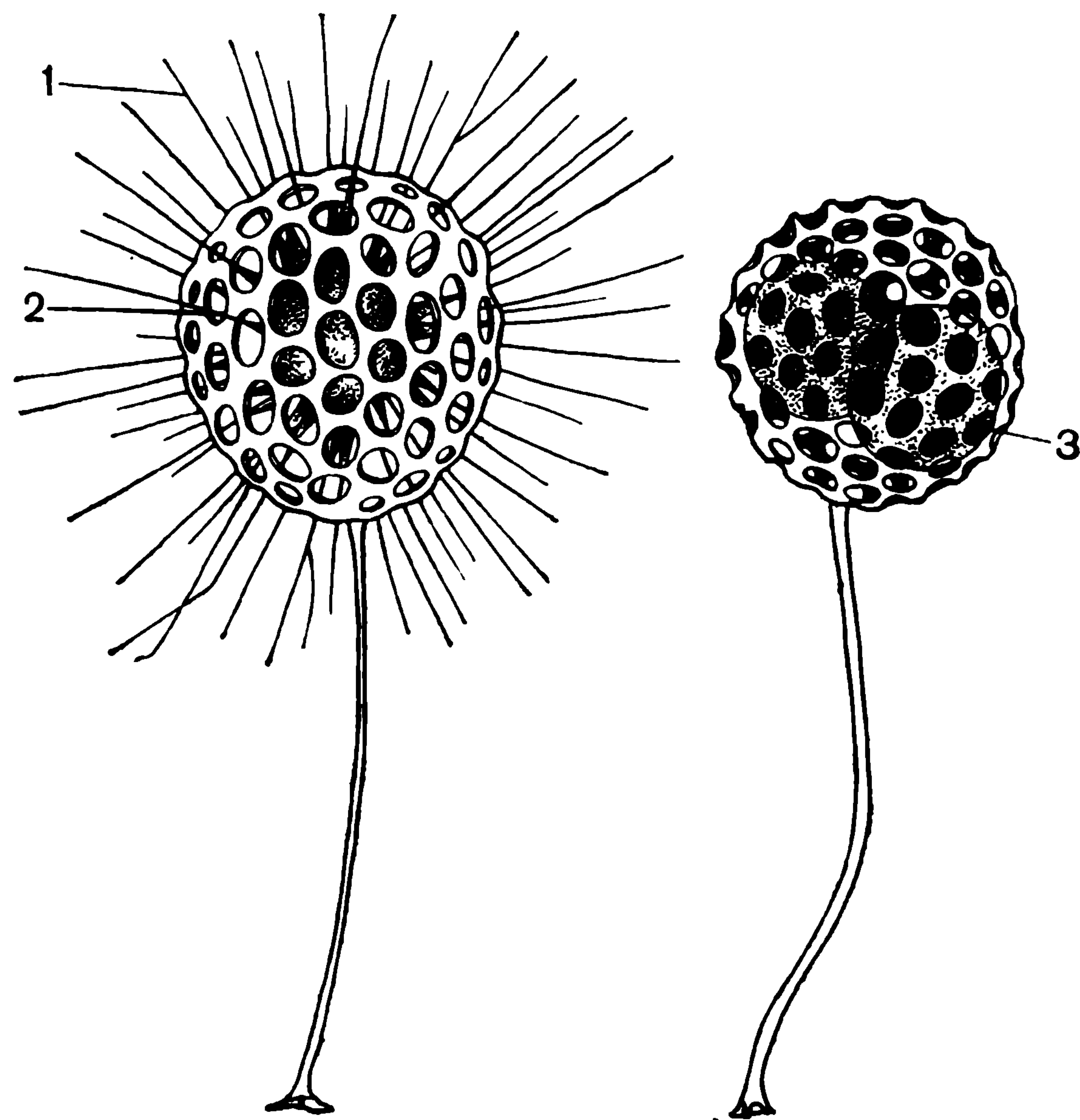


Рис. 29. Солнечник Clathrulina elegans:

слева — вегетативная особь; *справа* — размножающаяся особь; *1* — аксоподии; *2* — скелет; *3* — дочерние особи внутри скелета материнской особи.

еще очень примитивна. На примере амебы мы видим одного из наиболее просто устроенных животных организмов. Но и в пределах примитивной организации саркодовые проделали большой эволюционный путь от амебообразных организмов к сложно устроенным фораминиферам и радиоляриям. Однако усложнение строения в пределах подтипа саркодовых лишь в относительно малой степени затронуло живые протоплазматические части клетки. Органоидами движения и захвата пищи на всех этапах эволюции саркодовых остаются псевдоподии. Зато большого прогрессивного развития достигают в пределах саркодовых скелетные элементы, выполняющие, с одной стороны, защитную и опорную функцию, а с другой — способствующие «парению» в воде, что имеет важное биологическое значение, так как многие морские саркодовые — планктонные организмы.

Развитие сложных скелетных образований сыграло большую роль и в эволюции донных (бентических) саркодовых — фораминифер. Развитие сложного и разнообразно устроенного скелета обеспечило фораминиферам биологическое процветание как в прежние геологические эпохи, так и в современной морской фауне. Наконец, относительно небольшое число видов саркодовых избрало в качестве среды обитания другие организмы и стало паразитами. В отношении сложности строения паразитические саркодовые остались на уровне голых амеб.

ПОДТИП ЖГУТИКОНОСЦЫ (MASTIGOPHORA)

Жгутиконосцы представляют собой очень обширную и разнообразную группу простейших организмов, широко распространенную в природе.

Строение. Характерная черта жгутиконосцев — наличие ж г у т и к о в — органоидов движения (рис. 30). Жгутики представляют собой тончайшие волосовидные выросты цитоплазмы, длина которых иногда значительно превосходит длину тела (с. 61). Активное и быстрое движение жгутиков обусловливает поступательное движение простейшего. Механизм работы жгутиков различен. В основе его лежит винтообразное движение. При помощи жгутиков организм как бы ввинчивается в окружающую жидкую среду. Число оборотов, которое совершает жгутик, сильно варьирует у разных видов. Это также зависит от условий внешней среды. Обычно жгутик совершает от 10 до 40—50 оборотов в 1 с. Число жгутиков может быть различным, чаще всего имеется лишь один (рис. 30), нередко их два (рис. 31), иногда восемь. Имеются виды, число жгутиков у которых может достигать нескольких десятков и даже сотен.

Изучение с помощью электронного микроскопа ультраструктуры жгутиков показало, что она сложна и вместе с тем обнаруживает поразительное единообразие (за единичными отклонениями). Каждый жгутик состоит из двух частей. Наружная его часть, выдающаяся в окружающую среду, является аппаратом, совершающим двигательные движения. Вторая часть жгутика — это б а з а л ь н о е т е л ь ц е, или к и н е т о с о м а, погруженная в толщу эктоплазмы. Снаружи жгутик покрыт мембраной, представляющей собой непосредственное продолжение наружной мембраны клетки. Внутри жгутика, заполненного жидким содержимым, строго закономерно располагаются 11 фибриллей. Вдоль жгутика проходят две центральные фибриллы, берущие начало в эктоплазме от особой гранулы, которая называется а к с и а л ь н о й. По периферии жгутика непосредственно под мембраной проходят девять фибриллей, причем каждая из них слагается из двух тесно спаянных трубочек. Локомоторная деятельность жгутика определяется изменением конфигурации периферических фибриллей, тогда как центральные играют роль опорного аппарата.

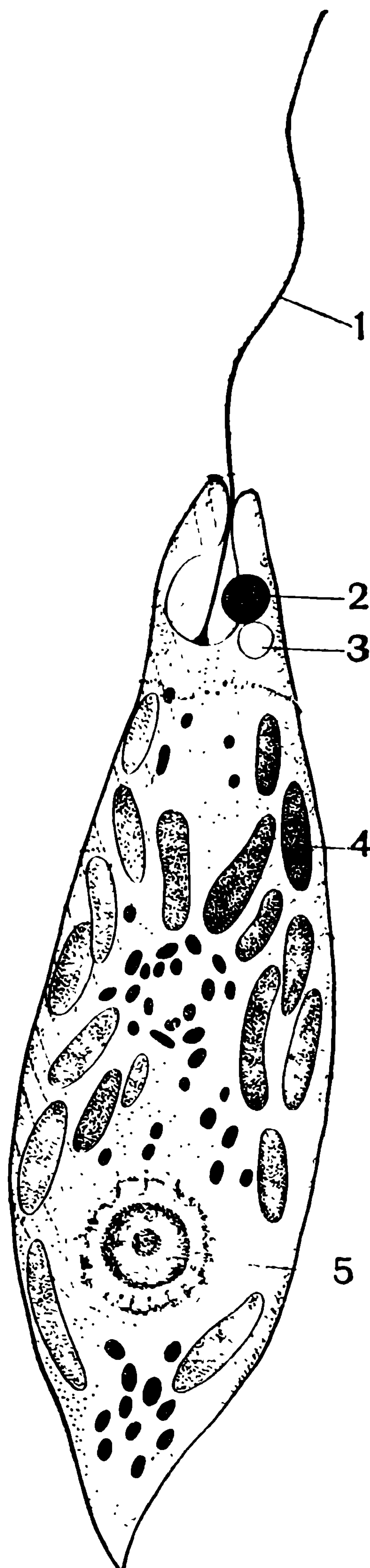


Рис. 30. Жгутиконосец Euglena viridis:

1 — жгутик; *2* — глазное пятнышко; *3* — сократительная вакуоль; *4* — хроматофоры; *5* — ядро.

Базальное тельце лежит в эктоплазме. Оно также окружено мембраной. По периферии кинетосомы располагаются девять фибриллей, являющихся непосредственным продолжением периферических фибриллей локомоторной части жгутика. В кинетосоме эти фибриллы становятся тройными — каждая из них состоит из трех спаянных трубочек. Центральные фибриллы в кинетосоме отсутствуют.

В отличие от саркодовых, большинство жгутиконосцев обладает более или менее постоянной формой тела. Это обусловливается тем, что наружный слой эктоплазмы образует плотную эластичную п е л л и к у л у. Однако у некоторых жгутиконосцев пелликула очень тонка, и они способны в довольно широких пределах менять форму тела, а немногие виды сохраняют даже способность образовывать ложные ножки (псевдоподии).

Как и все простейшие, жгутиконосцы имеют одно или несколько ядер.

Характер питания. Среди жгутиконосцев мы встречаем поразительное разнообразие типов обмена веществ. По этому важному признаку жгутиконосцы занимают как бы промежуточное положение между растительным и животным миром: у них можно наблюдать все переходы от типично растительного к животному типу питания.

Среди жгутиконосцев имеются организмы как с аутотрофным, так и с гетеротрофным типами питания, а также виды, которые сочетают в себе черты обоих этих типов обмена.

По характеру питания и обмена веществ класс жгутиконосцев делят на

два класса: *растительных жгутиконосцев*, или *фитомастигин* (Phytomastigina), и *животных жгутиконосцев*, или *зоомастигин* (Zoomastigina). Мы рассмотрим некоторых наиболее интересных представителей, относящихся к тому и к другому классу. Некоторые (аутотрофные) жгутиконосцы представляют собой объект ботаники, тогда как другие (гетеротрофные) — объект изучения зоологии. Мы рассмотрим в дальнейшем изложении и тех и других, так как среди жгутиконосцев иногда даже относительно близкие виды могут обладать разными типами обмена веществ: одни — растительным, другие — животным.

Среда обитания. Жгутиконосцы как по строению, так и по образу жизни чрезвычайно разнообразны. Число видов их велико, оно достигает 6—8 тыс. Многие из них являются обитателями моря. Значительная часть морских видов жгутиконосцев входит в состав планктона, где они развиваются иногда в огромных количествах. Пресные воды тоже богаты жгутиконосцами. Видовой состав их в пресноводных водоемах в большой степени зависит от степени загрязненности вод органическими веществами. Для разных типов озер, прудов и других водоемов характерны определенные виды жгутиковых. Такая строгая приуроченность их к определенным условиям жизни позволяет использовать жгутиконосцев (наряду с другими группами организмов) как своеобразные «биологические индикаторы» при санитарной оценке водоема.

В отличие от фораминифер и радиолярий в ископаемом виде жгутиконосцы почти неизвестны. Это объясняется отсутствием у подавляющего большинства их минерального скелета. Существует только одна небольшая группа планктонных жгутиконосцев (сем. Silicoflagellidae), обладающих очень нежным кремневым скелетом. Представители этой группы жгутиконосцев найдены в ископаемом состоянии в морских отложениях.

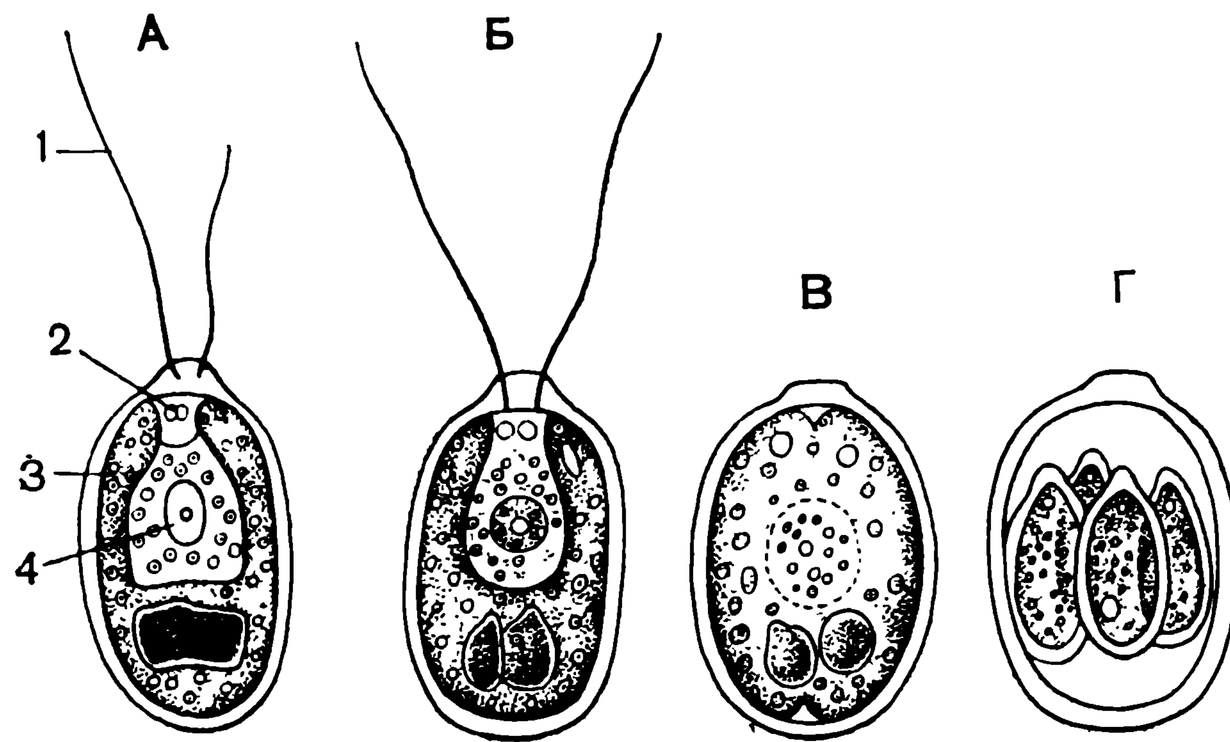


Рис. 31. Хламидомонада Chlamydomonas angulosa.
А — неделящаяся особь; *1* — жгутик; *2* — сократительная вакуоль; *3* — хроматофор; *4* — ядро; *Б* — *Г* — стадии деления.

Многие жгутиконосцы паразитируют в организмах различных животных. Хозяева паразитических форм жгутиковых разнообразны. Среди них встречаются беспозвоночные животные (чаще членистоногие, в том числе насекомые); особенно часто жгутиконосцы паразитируют в разных классах позвоночных (в том числе домашних животных и птицах).

Средой обитания паразитических форм жгутиконосцев могут быть различные органы: кишечный канал, кровяное русло, кожа, половые пути. Человек также является хозяином некоторых видов жгутиконосцев; среди них имеются весьма патогенные виды (*трипаносомы*, *лейшмании*, *лямблии* и др.), вызывающие тяжелые заболевания.

КЛАСС РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ, ИЛИ ФИТОМАСТИГИНЫ (PHYTOMASTIGINA)

Многим, вероятно, приходилось видеть в природе своеобразное явление «цветения воды», когда вода в луже, пруду или озере становится изумрудно-зеленой. Причиной «цветения» являются различные микроскопические растительные организмы, развивающиеся в несметных количествах. Очень часто это разные представители *фитомастигин*.

ХЛАМИДОМОНАДЫ

Хламидомонады часто являются причиной «цветения воды». К роду *хламидомонада* (Chlamydomonas) относится свыше 150 видов.

Строение. Тело большинства их яйцевидное и шаровидное (рис. 31), очень небольших размеров (10—30 мкм). Все тело покрыто довольно прочной оболочкой из целлюлозы — вещества, из которого состоят оболочки растительных клеток. На переднем конце расположены два жгутика одинаковой длины. Ярко-зеленый цвет жгутиконосца обусловлен наличием в цитоплазме его чашевидного хроматофора, несущего зеленый пигмент — хлорофилл. Весь хлорофилл сосредоточен в хроматофоре и вне его никогда не встречается. В области прикрепления жгутиков имеется одна или две сократительные вакуоли — это органоид осморегуляции и выделения (рис. 31). У некоторых видов хламидомонад на переднем конце тела имеется еще одно образование в виде небольшого пятна

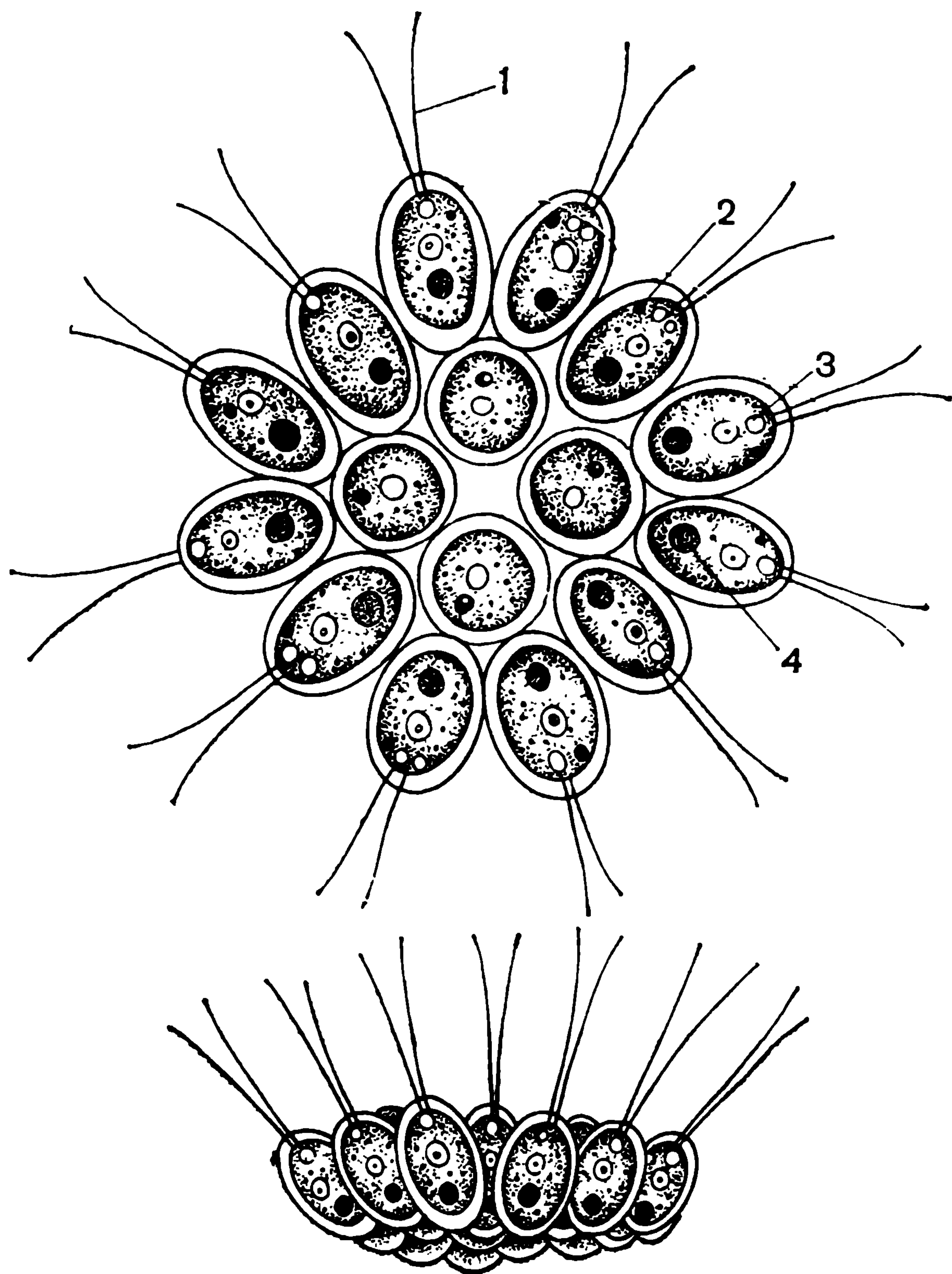


Рис. 32. Колониальная фитомастигина Gonium pectorale.
Вверху — вид колонии сверху: *1* — жгутики; *2* — глазок (стигма); *3* — сократительная вакуоль; *4*— ядро; *внизу* — вид колонии сбоку.

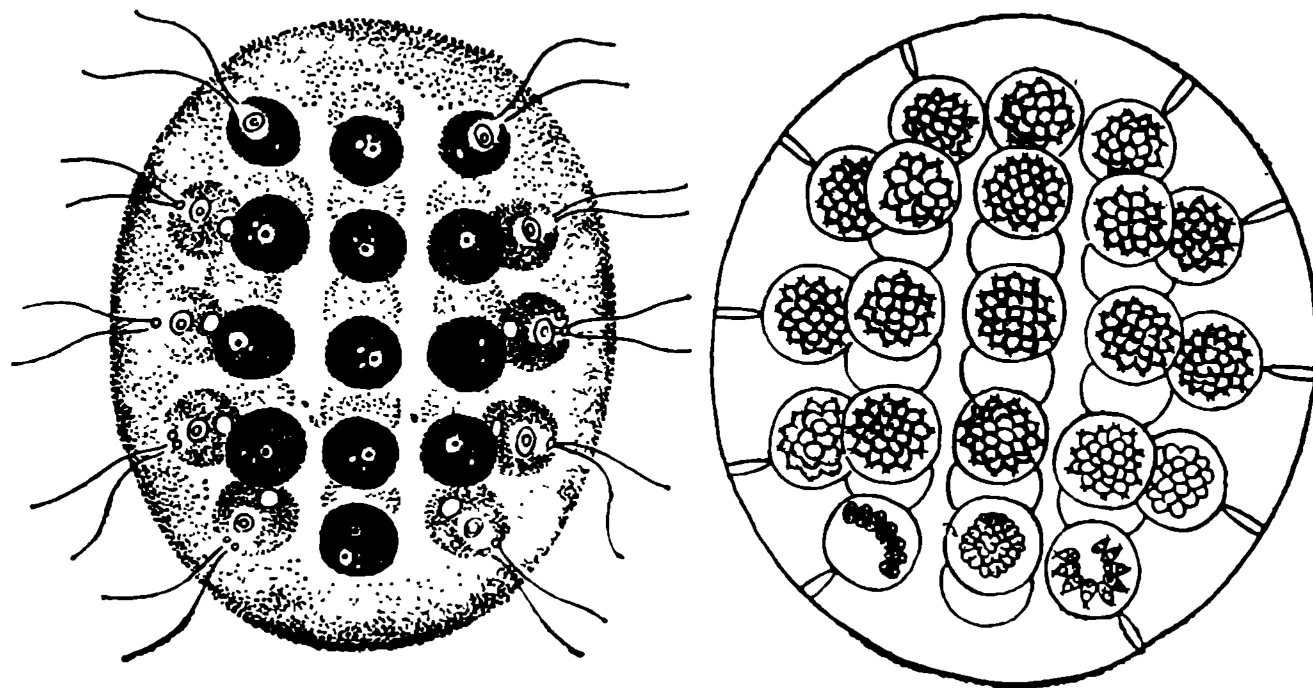
яркого красно-коричневого цвета. Это стигма, или глазок. Его окраска обусловлена наличием особого пигмента, называемого гематохромом. Хламидомонады обладают резко выраженным положительным фототропизмом: они всегда плывут в сторону источника света. Некоторые наблюдения позволяют считать, что стигма представляет собой органоид, связанный с восприятием светового раздражения, и является по своей функции действительно клеточным глазком. В цитоплазме обычно присутствуют зерна крахмала, являющиеся продуктом фотосинтеза.

Клеточное ядро хламидомонад сферической формы и расположено примерно в середине клетки.

Размножение. Большинство хламидомонад размножается в неподвижном состоянии (рис. 31): жгутиконосец теряет жгутики, опускается на дно. Внутри оболочки происходит деление протоплазматической части клетки (протопласта) сначала на две, затем на четыре части. Через разрыв оболочки материнской клетки образовавшиеся в результате деления дочерние клетки выходят наружу, приобретают жгутики, дорастают до величины материнской клетки и выделяют оболочку. Рассмотренный только что процесс представляет собой бесполое размножение.

Кроме бесполого размножения, у большинства хламидомонад известен половой процесс. Он сводится к тому, что вегетативные клетки становятся гаметами, которые попарно сливаются. Слияние гамет сопровождается слиянием ядер. Образовавшаяся в результате оплодотворения зигота теряет жгутики и покрывается прочной оболочкой. Внутри нее происходит деление протопласта на четыре клетки, у которых развиваются жгутики. Клетки превращаются в четыре особи хламидомонад, переходящих к свободноподвижному образу жизни.

Рис. 33. Шаровидная колония Eudorina elegans:
слева — колония из 32 клеток; *справа* — бесполое размножение (каждая особь колонии в результате последовательных делений дает начало новой дочерней колонии).



КОЛОНИАЛЬНЫЕ ФИТОМАСТИГИНЫ

Строение. Среди фитомастигин есть немало колониальных видов. Рассмотрим некоторые наиболее широко распространенные виды колониальных фитомастигин.

В пресных водах часто встречаются маленькие изящные колонии *гониумов* (Gonium pectorale), представляющие собой зеленые пластиночки, каждая из которых состоит из 16 клеток (рис. 32). Клетки колонии по строению полностью соответствуют хламидомонадам. Отдельные клетки связаны друг с другом бесцветной прозрачной студенистой массой. Эта масса образуется в результате ослизнения наружного слоя оболочек клеток. Благодаря биению жгутиков вся колония активно плавает в воде.

Другая часто встречающаяся пресноводная колониальная форма фитомастигин — *эвдорина* (Eudorina elegans). Колонии этого вида, в отличие от гониумов, шаровидны (рис. 33) и в большинстве случаев слагаются из 32 клеток (изредка число клеток колонии может быть и меньше, а именно 16 и 8). Как и у гониумов, отдельные особи колонии эвдорин связаны между собой студенистым прозрачным веществом. Диаметр колоний этого

вида варьирует в довольно широких пределах (от 50 до 200 мкм).

Каждая клетка колоний гониумов и эвдорин сохраняет способность к бесполому размножению, которое удается наблюдать довольно часто. К делению приступают одновременно все клетки колонии (рис. 33). Каждая клетка у гониума претерпевает три, а у эвдорин — четыре последовательных, быстро следующих друг за другом деления. В результате внутри общей слизистой оболочки колонии образуются новые, дочерние колонии, число которых соответствует числу приступивших к размножению клеток. В дальнейшем слизистый чехол материнской колонии распадается, и дочерние колонии приступают к самостоятельному существованию.

Очень большой сложности достигает строение колоний у *вольвокса* (Volvox). Несколько видов этого рода — частые обитатели небольших пресноводных водоемов (рис. 34).

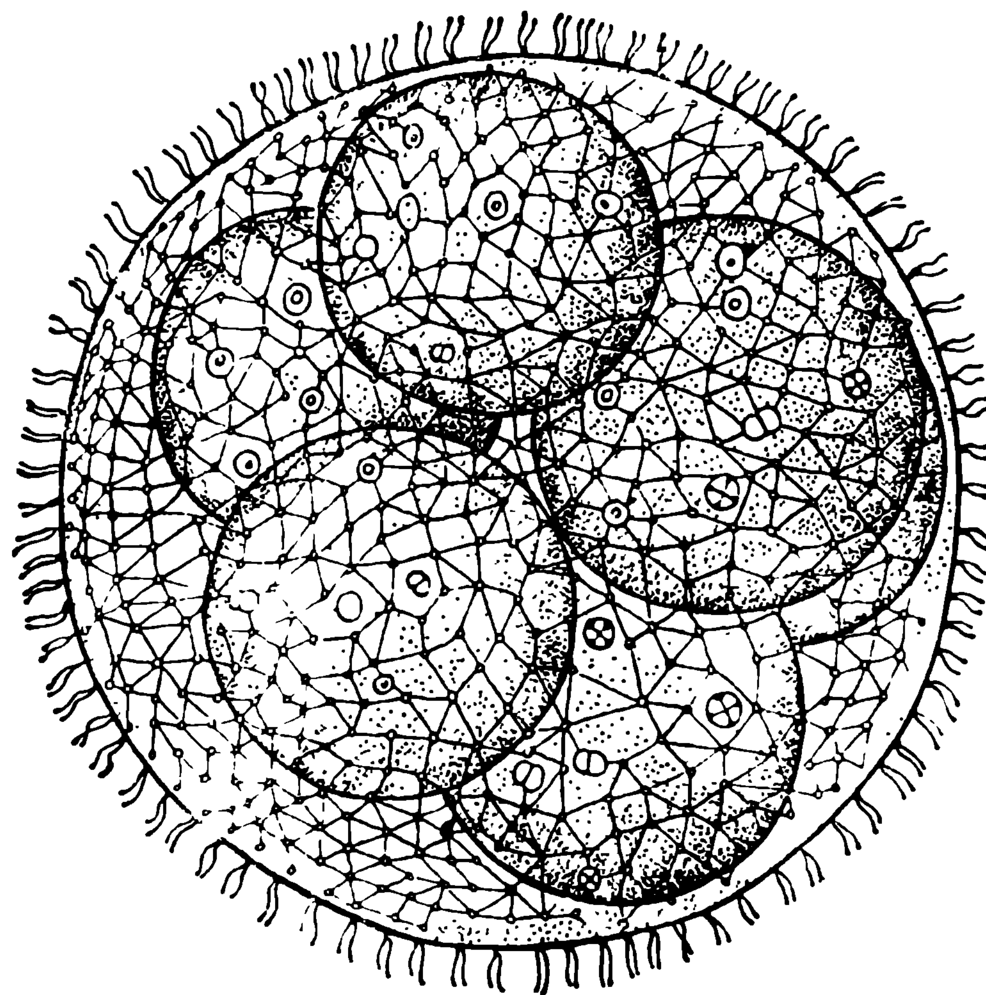


Рис. 34. Колония Volvox aureus с дочерними колониями внутри материнской.

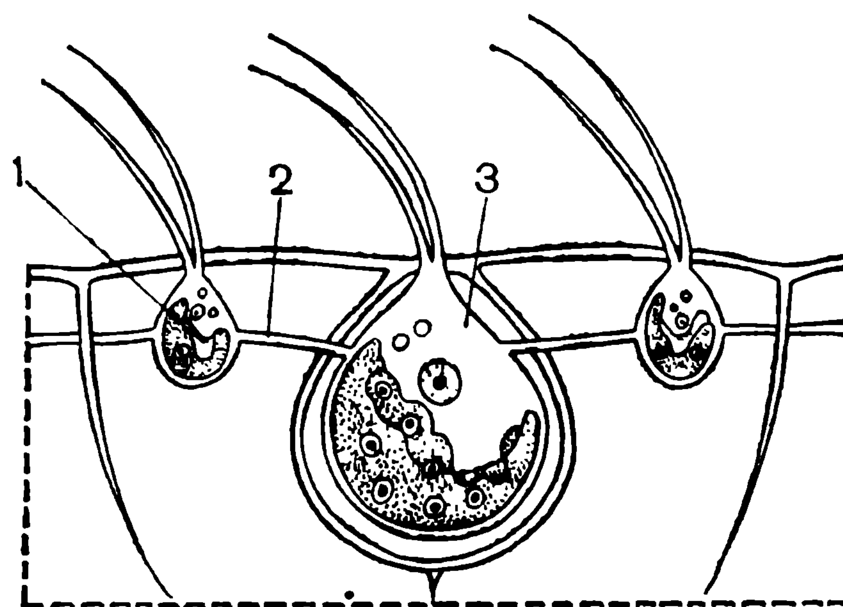
Вольвоксы образуют крупные шаровидные колонии. У наиболее часто встречающегося вида Volvox aureus диаметр колоний равен 500—850 мкм, а размеры колоний Volvox globator достигают 2 мм. У Volvox aureus в состав колонии входит 500—1000 отдельных клеток, а у Volvox globator — до 20 тыс. Основная масса колонии состоит из студенистого вещества, образующегося в результате ослизнения клеточных оболочек. Самый наружный слой его представляет собой особый плотный кожистый слой, придающий всей колонии значительную прочность. Центральные части студенистого вещества гораздо менее плотной консистенции — они полужидкие. Отдельные клетки колонии располагаются в самом периферическом слое. Каждая клетка имеет в основных чертах такое же строение, как и одиночные хламидомонады. В колонии вольвокса отдельные особи не вполне изолированы друг от друга, они связаны между собой тончайшими цитоплазматическими мостиками (рис. 35).

Движение вольвокса осуществляется благодаря совместному действию жгутиков. Несмотря на то что колония шаровидна, она обладает некоторой полярной дифференцировкой. Последняя выражается в том, что на одном полюсе стигмы (глазки) развиты сильнее, чем на другом. Движение вольвокса тоже оказывается ориентированным: он плывет вперед тем полюсом, на котором глазки сильнее развиты.

Размножение. У относительно просто устроенных колоний, таких, как гониум и эвдорина, все клетки способны путем бесполого размножения давать начало новой колонии. У вольвокса дело обстоит иначе. Огромное большинство клеток колонии не способно делиться. Этим свойством обладают лишь очень немногие особи. Число их в колонии относительно невелико: чаще всего 4—10. Они располагаются в большинстве своем в нижней части колонии (в той части ее, где глазки относительно слабо развиты). Эти клетки, называемые «вегетативными клетками размножения», удается рассмотреть лишь в относительно молодых колониях. В более старых они находятся на различных стадиях развития в дочерние колонии. Не вдаваясь в детали этого довольно сложного процесса, укажем, что дочерние колонии развиваются внутри материнской в результате многократного деления «вегетативных клеток размножения» (рис. 36). Когда размеры дочерних колоний увеличатся настолько, что они уже не смогут поместиться внутри старой, последняя лопается и погибает, а дочерние колонии выходят наружу. Летом, в период энергичного размножения, нередко можно наблюдать, как внутри дочерних колоний, находящихся еще внутри материнской, начинают развиваться внучатые колонии.

Рис. 35. Небольшой участок колонии Volvox aureus (схематизировано):

1 — вегетативная особь колонии; *2* — цитоплазматический мостик; *3* — более крупная особь, в результате развития которой получаются новые дочерние колонии.



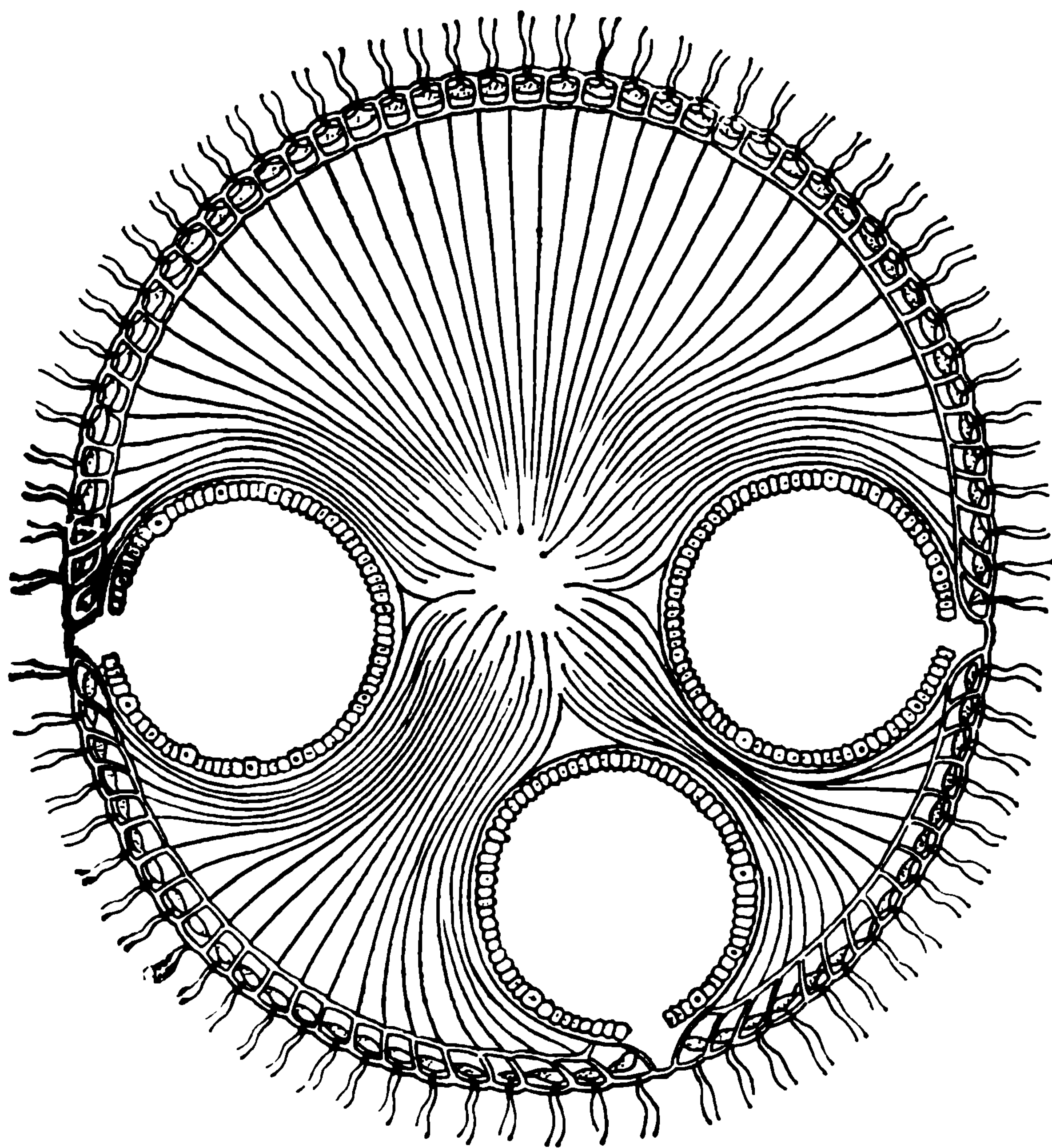


Рис. 36. Разрез через колонию вольвокса с тремя дочерними колониями внутри материнской (схематизировано).

Кроме бесполого размножения, у колониальных фитомастигин наблюдается и половой процесс, который протекает у различных видов по-разному. Укажем лишь, что при половом процессе в колонии образуются гаметы, в результате слияния (оплодотворения) которых получается зигота. Из зиготы путем ряда последовательных делений развивается новое поколение колоний.

ОТРЯД ПАНЦИРНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ, ИЛИ ПЕРИДИНЕИ (DINOFLAGELLATA, ИЛИ PERIDINEA)

Панцирные жгутиконосцы — обширная группа простейших, широко распространенная в морях и пресных водах. Подавляющее большинство видов этого отряда относится к планктонным формам.

Строение. Характерная особенность панцирных жгутиконосцев — своеобразное строение жгутикового аппарата (рис. 37). Имеющиеся у них два жгута берут начало рядом друг с другом на одной стороне тела простейшего, которую условно называют брюшной. Один жгутик направлен назад и свободно выдается в окружающую среду. Начальная часть его лежит в небольшом желобке, идущем вдоль тела. Второй жгутик, называемый поперечным, опоясывает все тело в экваториальной плоскости и расположен в довольно глубоком желобе, называемом поясом cingulum, который опоясывает все тело. Поперечный жгут производит характерные волнообразные движения, что создает ложное впечатление, будто в поперечной борозде расположен ряд ресничек.

Вторая характерная особенность большинства (но не всех) панцирных жгутиконосцев — наличие у них оболочки, состоящей из клетчатки. Эта оболочка складывается из строго определенного числа закономерно расположенных отдельных пластинок, соединенных друг с другом швами.

Исследования последних лет, выполненные методами электронной микроскопии и молекулярной биологии, выявили еще одну характерную черту динофлагеллят — *перидинии.* Эти организмы имеют клеточное ядро, обладающее ядерной оболочкой и ядрышками (нуклеолами). Оказалось, что по тонкой молекулярной структуре хроматин ядра и образуемые им в процессе митоза хромосомы отличаются как от растительных, так и от животных эукариотных клеток. Различие это сводится к тому, что в состав хроматина динофлагеллят входит ДНК, не связанная химически с белками. У всех прочих эукариотных организмов ДНК ядра всегда связана с особыми ядерными белками (гистонами). По строению хроматина перидинии приближаются к прокариотам (бактерии, сине-зеленые водоросли), в составе ядерного вещества (хромосомы) которых белки тоже отсутствуют. Изложенные факты дали основание некоторым ученым рассматривать строение клетки динофлагеллят как промежуточное между прокариотическим и эукариотическим строением клетки, обозначив его как мезокариотическое (промежуточное). С этой точки зрения перидинии занимают особое место в органическом мире — как бы промежуточное между прокариотами и эукариотами. Эта гипотеза требует дальнейших подтверждений и не является общепринятой.

Цитоплазма жгутиконосцев обычно окрашена в буроватый цвет, что обусловлено большим количеством мелких дисковидных хроматофоров, содержащих хлорофилл и некоторые дополнительные пигменты. Продуктом ассимиляции является крахмал, зерна которого рассеяны в цитоплазме.

Рассмотрим представителей двух наиболее широко распространенных родов динофлагеллят. На рис. изображен часто встречающийся в пресных водах перидиний (Peridinium tabulatum). У него отчетливо выражены упомянутые выше пластинки. Форма тела более или менее правильно яйцевидная. Иногда бурное развитие перидиний вызывает «цветение» воды.

Широко распространены как в пресной, так и в морской воде многочисленные виды рода *церациум* (Ceratium). Характерная особенность представителей этого рода — длинные выросты. У пресноводного Ceratium hirudinella (рис. 38)

один вырост (а п и к а л ь н ы й) направлен вперед и три (а н т а п и к а л ь н ы х) — назад. Особенно сильно эти выросты выражены у морских видов Ceratium, у которых они вторично ветвятся (рис. 39). Для морских же видов характерно образование временных колоний-цепочек (рис. 40), которые возникают в результате того, что разделившиеся особи остаются некоторое время связанными друг с другом. Длинные отростки у морских видов Ceratium представляют собой приспособление к планктонному образу жизни. Отростки увеличивают поверхность тела, что способствует «парению» в воде. Аналогичные приспособления мы уже видели у радиолярий.

В планктоне теплых и тропических морей очень часто, и нередко в огромных количествах, встречается жгутиконосец *ночесветка* (Noctiluca miliaris). В летнее время это простейшее обычно развивается и в Черном море.

Ночесветка имеет шаровидное тело до 2 мм в диаметре. В отличие от других панцирных жгутиконосцев, она не имеет оболочки из клетчатки и лишена хроматофоров (рис. 41). Поэтому ночесветка не способна к фотосинтезу.

Очень своеобразно строение эндоплазмы ночесветки. Под ротовым отверстием располагается центральное скопление цитоплазмы, от которого к периферии во всех направлениях отходят тонкие тяжи. Вся же остальная масса тела заполнена жидкостью и представляет собой систему вакуолей. Ядро расположено в центральном скоплении цитоплазмы. В цитоплазматических тяжах имеются многочисленные жировые включения.

Описанное строение цитоплазмы следует рассматривать как одну из форм приспособления к планктонному образу жизни. Сильная вакуолизация цитоплазмы и наличие жировых включений ведут к уменьшению удельного веса и, следовательно, способствуют «парению» в толще воды.

У ночесветки есть еще одна интересная особенность, за которую она и получила название. При раздражении (механическом, химическом и т. п.) ночесветка ярко «вспыхивает». Это явление незаметно днем, при ярком свете, но очень отчетливо выражено в темноте, ночью. Ночесветка — это один из организмов, вызывающих явление свечения, столь характерное для теплых морей. Всякий, кому приходилось в теплую летнюю ночь плыть по Черному морю в лодке или на пароходе, вероятно, имел возможность наблюдать это эффектное явление. При ударе весел по воде, при падении капель воды с весел в море, при вращении пароходного винта и т. п. вода начинает светиться слабым фосфорическим, но вполне отчетливым светом. Свечение наступает в результате окисления жировых включений, о наличии которых уже говорилось выше. Свечение имеет, вероятно, защитное значение (отпугивает хищников). В отличие от большинства динофлагеллят, ночесветке

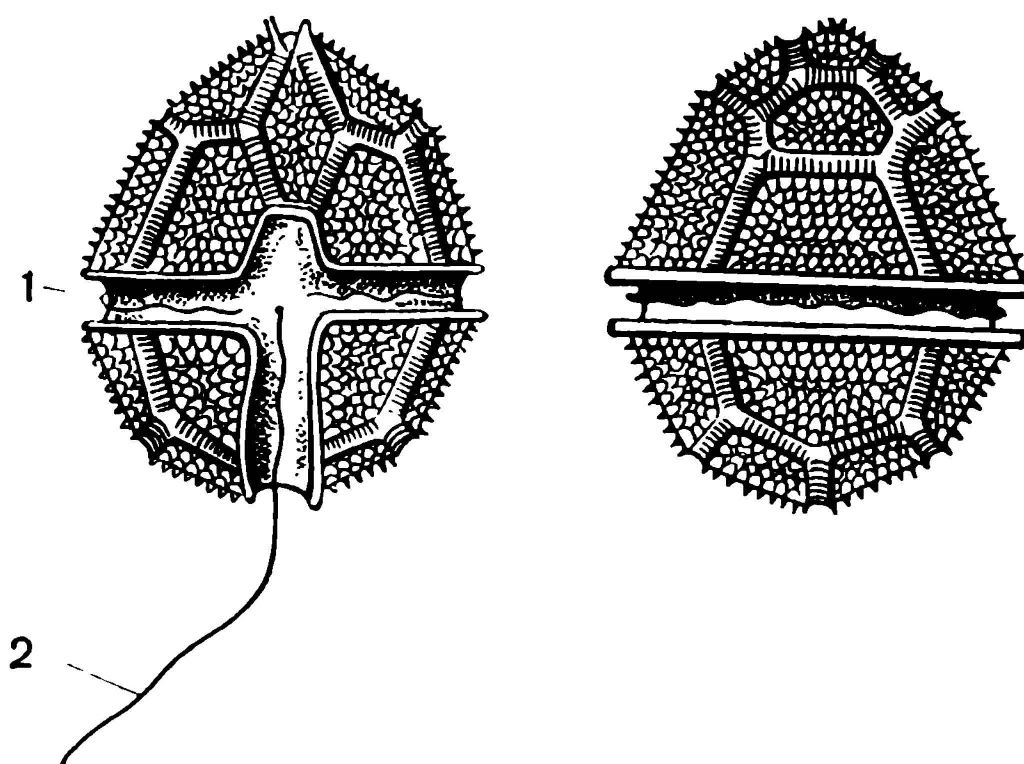
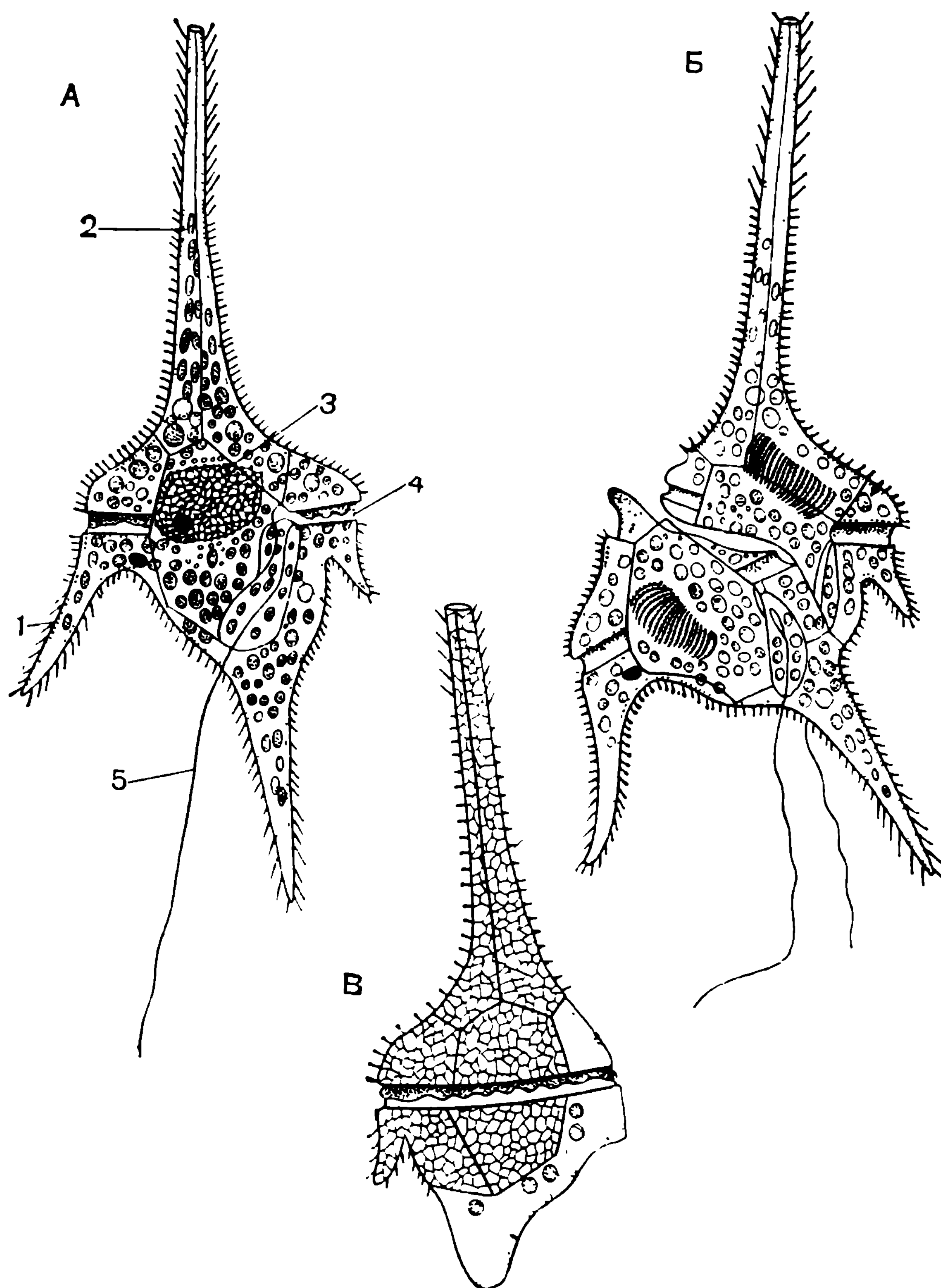


Рис. 37. Панцирный жгутиконосец Peridinium tabulatum.
Слева — вид с брюшной стороны; *1* — поперечный жгутик в пояске; *2* — свободный жгутик; *справа* — вид со спинной стороны.

Рис. 38. Ceratium hirudinella:
А — неделящаяся особь; *1* — антапикальный вырост; *2* — апикальный вырост; *3* — ядро; *4* — поясок; *5* — задний жгутик; *Б* — деление; *В* — только что разделившаяся особь, часть пластинок на заднем конце еще недоразвита.



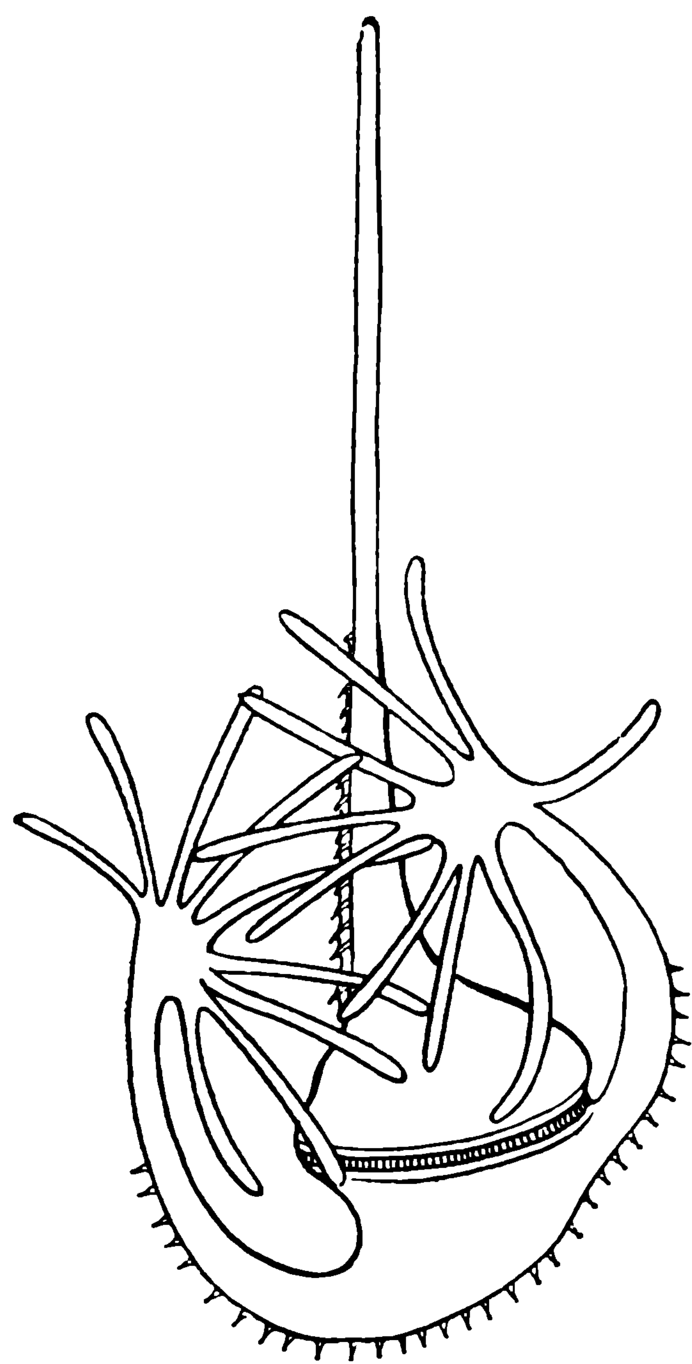


Рис. 39. Морской панцирный жгутиконосец Ceratium palmatum.

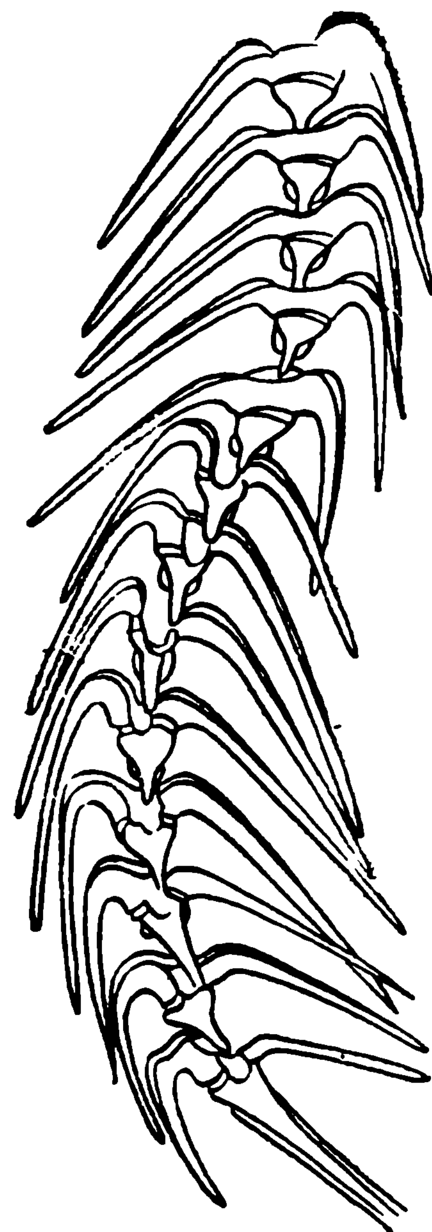


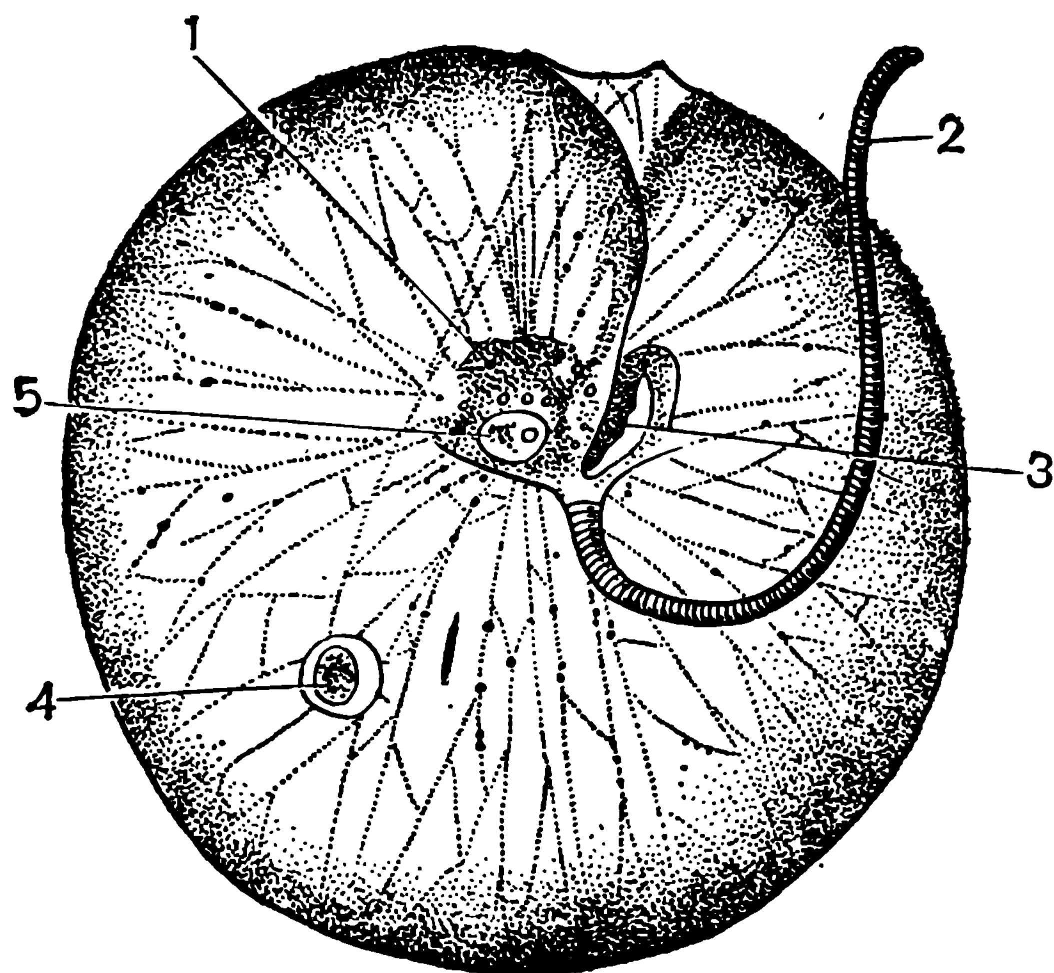
Рис. 40. «Цепочка», образовавшаяся в результате деления морского панцирного жгутиконосца Ceratium voltur.

свойственно животное (анимальное) питание. Она заглатывает и переваривает различные оформленные пищевые частицы: мелкие водоросли, мелкие виды простейших.

На одной стороне шаровидного тела ночесветки имеется углубление, соответствующее продольному желобку типичных панцирных жгутиконосцев. В глубине его помещается отверстие, выполняющее функцию рта. Через него и происходит поглощение пищи. В области этого же углубления помещаются два жгута. Один из них короткий и толстый. Он скорее напоминает щупальце. Этот жгут совершает относительно очень медленные колебательные движения (не более 10 в 1 мин), способствующие направлению пищевых частиц к ротовому отверстию. Второй, более короткий и тонкий жгутик также расположен в области ротового углубления (рис. 41, *3*).

Рис. 41. Ночесветка Noctiluca miliaris:

1 — центральное скопление цитоплазмы; *2* — жгутик «щупальце»; *3* — жгутик, расположенный в области ротового углубления; *4* — пищеварительная вакуоля; *5* — ядро.



Некоторые виды панцирных жгутиконосцев являются симбионтами радиолярий (с. 54). Недавно выяснено, что они в большом количестве поселяются и в мягких тканях коралловых полипов.

ОТРЯД ЭВГЛЕНОВЫЕ (EUGLENOIDEA)

Многочисленные виды отряда *эвгленовых* (Euglenoidea) широко распространены в пресноводных водоемах, особенно часто они встречаются в загрязненных водах.

Строение эвглен представлено на рисунке 30. Эвглены снабжены одним жгутиком. В передней части их расположены сократительная вакуоля и ярко-красный глазок (с т и г м а). В цитоплазме содержатся зеленые х р о м а т о ф о р ы, несущие хлорофилл. Форма хроматофоров у разных видов различна. Наружный слой цитоплазмы образует п е л л и к у л у. У многих видов она бывает структурирована: несет расположенные рядами утолщения. Тело некоторых эвглен покрыто очень тонкой эластичной пелликулой. Эти виды способны сокращаться и вытягиваться по продольной оси. У эвгленовых имеется одно ядро с крупным ядрышком.

Способ питания. Замечательной особенностью многих видов эвглен является способность менять характер питания и обмена веществ в зависимости от условий среды. На свету при наличии в окружающей среде минеральных солей, содержащих необходимые химические элементы, эвгленам свойствен типичный аутотрофный обмен. В их теле протекает фотосинтез и усвоение неорганических солей. Если тех же эвглен поместить в темноту, в раствор, содержащий органические вещества, то они теряют хлорофилл, становятся бесцветными и начинают усваивать из окружающей среды готовые органические вещества. Таким образом эвглены переходят от аутотрофного к гетеротрофному питанию. Гетеротрофное питание осуществляется у них не заглатыванием оформленных частиц пищи, а поглощением растворенных в окружающей среде органических питательных веществ через пелликулу. Часто, развиваясь в загрязненных водах, где имеется большое количество раст-

воренных органических веществ, эвглены сочетают оба типа питания — аутотрофный и сапрофитный. Таким образом, мы видим, что на низших ступенях развития органического мира животный и растительный тип обмена нерезко отграничены друг от друга.

В отряде эвгленовых имеются роды и виды, которые окончательно утеряли способность к аутотрофному типу обмена веществ и при всех условиях не синтезируют хлорофилл. Некоторые из них, способные заглатывать оформленные частицы пищи, перешли уже к настоящему животному типу питания и обмена веществ (например, роды Peranema, Urceolus).

КЛАСС ЖИВОТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ, ИЛИ ЗООМАСТИГИНЫ (ZOOMASTIGINA)

Среди *зоомастигин* имеется значительное количество видов, живущих в морской и пресной воде и питающихся сапрофитно либо заглатыванием оформленных частиц пищи (анимальное питание). Однако большая часть зоомастигин перешла к паразитическому образу жизни в различных растительных и животных организмах. Рассмотрим сначала некоторых наиболее характерных и широко распространенных представителей свободноживущих зоомастигин.

В сильно загрязненных органическими веществами водах почти всегда в больших количествах можно встретить разные виды рода Bodo, относящегося к отряду *кинетопластид* (Kinetoplastidea). Это мелкие жгутиконосцы (рис. 42) длиной 10—25 мкм, с двумя жгутиками. Один из них направлен вперед и активно движется, вызывая поступательное движение простейшего. Второй жгутик направлен назад и более или менее пассивно волочится в воде. Он выполняет, вероятно, функцию руля. Форма тела яйцевидная, сильно варьирующая. Ядро одно, расположено в передней трети тела.

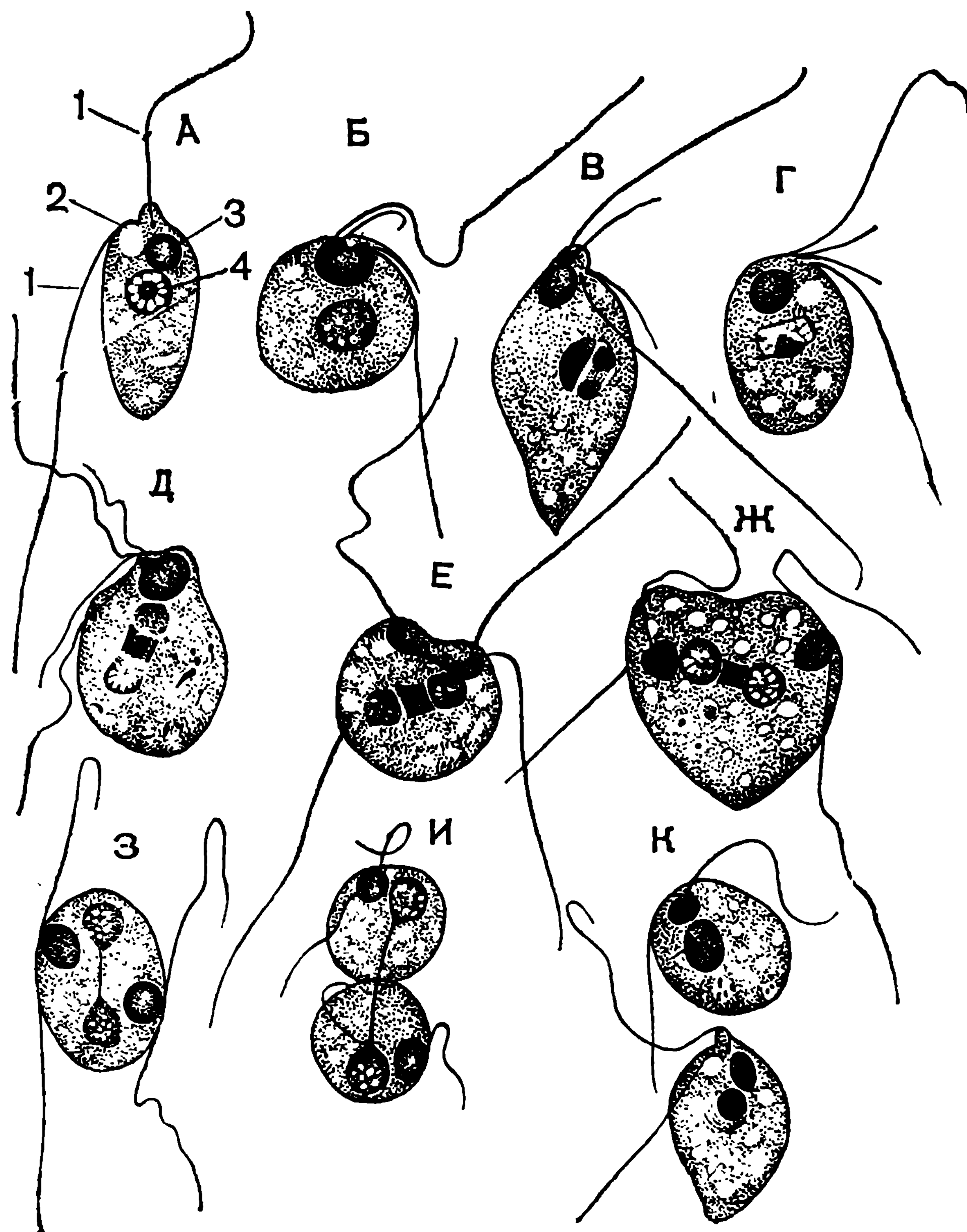
У основания жгутиков помещаются базальные тельца — к и н е т о с о м ы и особое сферической формы образование — к и н е т о п л а с т. Кинетопласт представляет собой митохондрию, несущую ДНК. Этот органоид играет активную роль в обмене веществ простейшего.

Bodo свойствен анимальный способ питания. У основания жгутиков расположен небольшой участок цитоплазмы, лишенный пелликулы. В этой области и происходит заглатывание пищи, каковой обычно являются бактерии. В передней трети тела (на уровне парабазального тела) расположена сократительная вакуоля.

В пресных и морских водах (преимущественно в прибрежной зоне) распространены жгутиконосцы, относящиеся к отряду *воротничковых* (Choanoflagellata). Характерный признак их организации — наличие одного жгутика, у основания которого расположен нежный прозрачный цитоплазматический воротничок (рис. 43). К воротничку, омываемому током воды, прилипают мельчайшие пищевые частицы, которые затем поступают в цитоплазму у основания жгутика. Часть *хоанофлагеллят* — свободноплавающие организмы, часть— прикрепляются к субстрату задним (противоположным месту прикрепления жгутика) концом тела. У некоторых хоанофлагеллят особи, образующиеся в результате деления, остаются связанными друг с другом студенистым веществом. Таким путем образуются слагающиеся из небольшого числа особей колонии.

Большой интерес для понимания связей между саркодовыми и жгутиконосцами представляют

Рис. 42. Последовательные стадии деления Bodo edox:
А — неделящаяся особь; *1* — жгутики; *2* — сократительная вакуоля; *3* — парабазальное тело; *4* — ядро; *Б* — *К* — последовательные стадии деления.



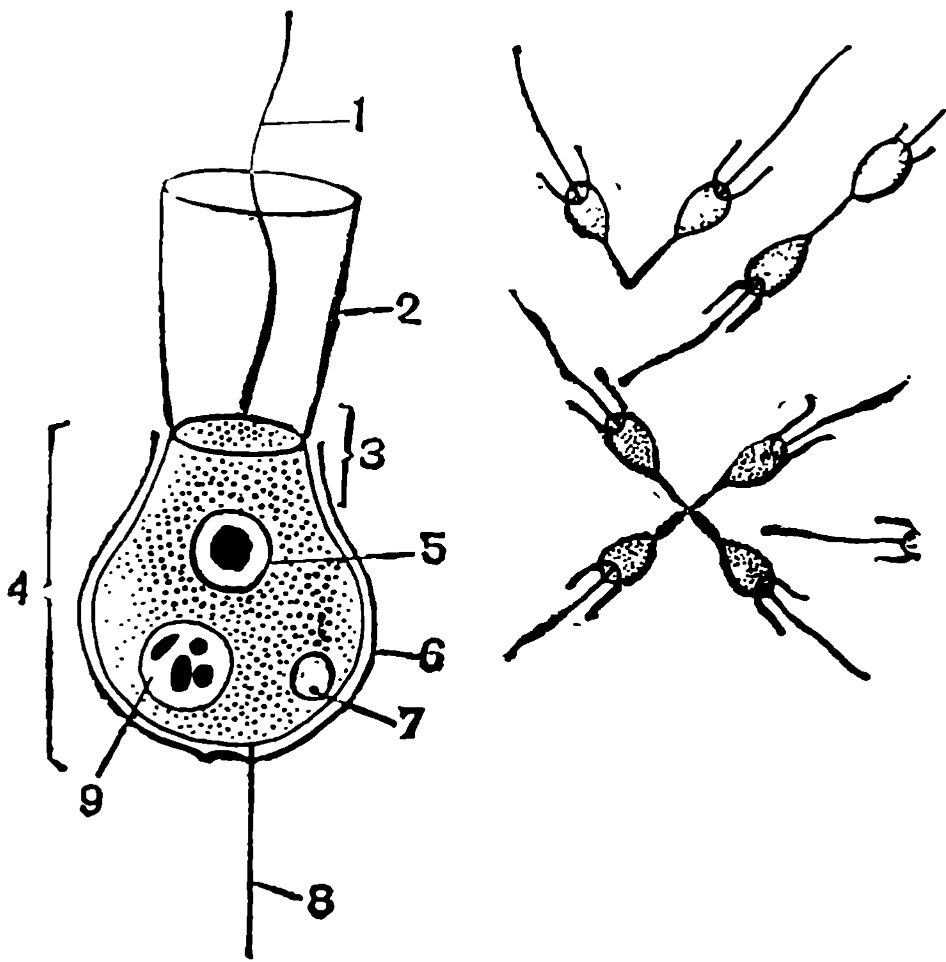
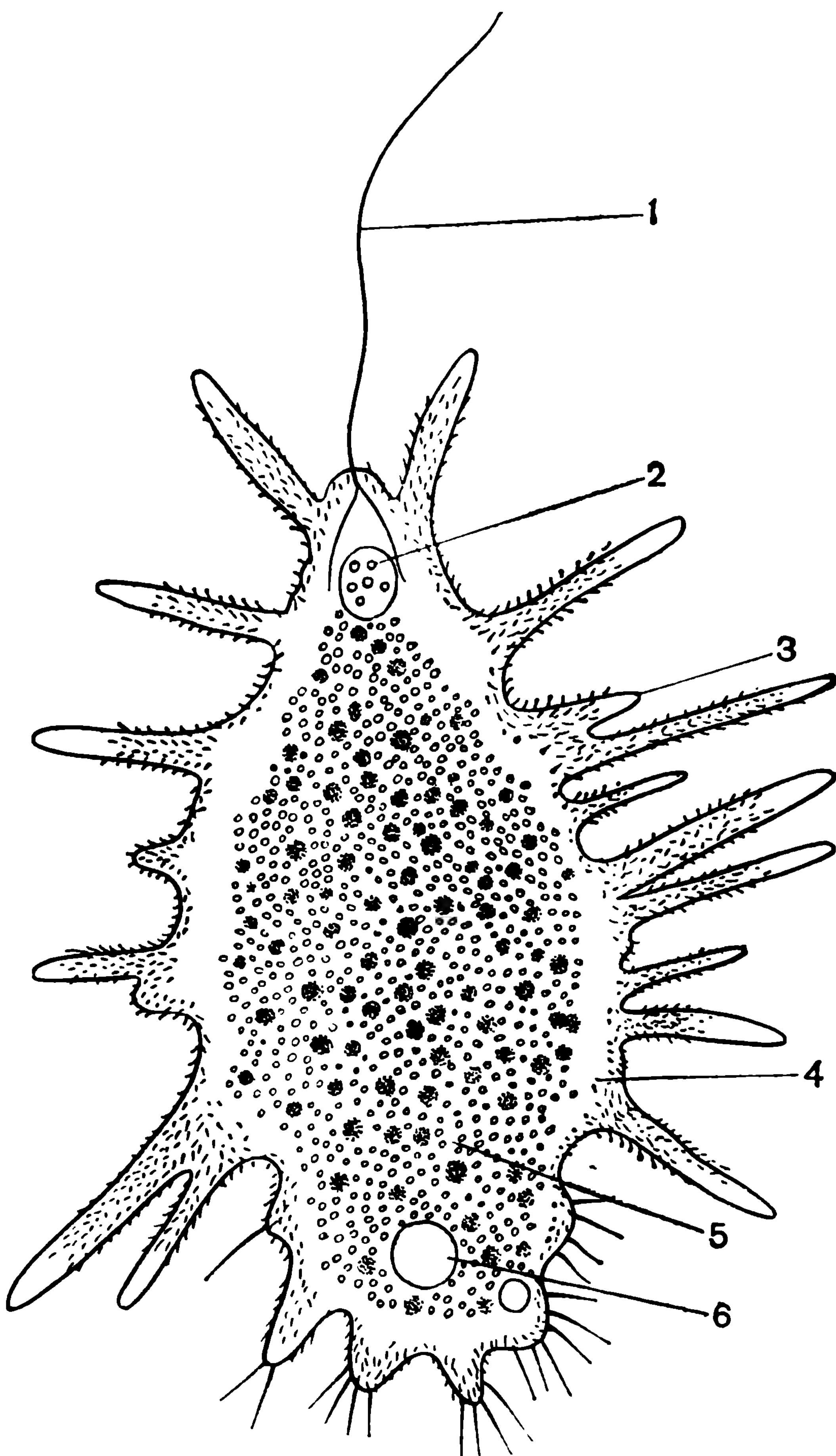


Рис. 43. Воротничковые жгутиконосцы (Choanoflagellata).

Слева — схема строения клетки хоанофлагеллят: *1* — жгутик; *2* — воротничок; *3* — шейка клетки; *4* — тело клетки; *5* — ядро с ядрышком; *6* — оболочка; *7* — сократительная вакуоль; *8* — задние выросты; *9* — пищеварительная вакуоля; *справа* — мелкие колонии воротничкового жгутиконосца.

Рис. 44. Жгутиконосец Mastigamoeba aspersa:

1 — жгутик; *2* — ядро; *3* — псевдоподии; *4* — эктоплазма; *5* — эндоплазма; *6* — сократительная вакуоля.



простейшие, объединяемые в группу *ризомастигин* (Rhizomastigina), которая некоторыми зоологами рассматривается как самостоятельный отряд или подотряд жгутиконосцев, а другими включается в класс саркодовых. Это расхождение во мнениях не случайно. Оно объясняется тем, что ризомастигины сочетают в строении признаки обоих классов: у них имеются и псевдоподии и жгутик (рис. 44). На переднем конце тела расположен жгутик, а на поверхности всего тела — хорошо развитые многочисленные псевдоподии, несущие, особенно на заднем конце, щетинкоподобные выросты. Вся цитоплазма отчетливо разделена на два слоя: наружную (светлую) эктоплазму и внутреннюю (зернистую) эндоплазму. Ядро помещается на переднем конце тела, сократительная вакуоля — на заднем. Размеры Mastigamoeba aspersa достигают 100 мкм. Встречаются эти организмы не очень часто, преимущественно в болотных, богатых гумусовыми веществами водах.

Такие формы, как ризомастигины, показывают, что между саркодовыми и жгутиконосцами существуют тесные связи, что эти два класса связаны филогенетически.

Паразитические жгутиконосцы многочисленны и разнообразны. Мы остановимся лишь на немногих представителях, наиболее интересных в практическом или биологическом отношении. Рассматривать их будем не в порядке зоологической системы, а по месту и характеру паразитирования.

ЖГУТИКОНОСЦЫ — ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Кишечник позвоночных, а также и человека является местом обитания довольно многих видов жгутиконосцев. Рассмотрим некоторых из них. Широко распространен род *трихомонад* (Trichomonas), обладающий многочисленными видами. В кишечнике человека паразитирует Trichomonas hominis (рис. 45). Место его локализации — тонкие и толстые кишки. Строение его, несмотря на небольшие размеры (7—10 мкм в длину, 4—5 мкм в ширину), довольно сложно. Тело почти округлое. На переднем конце расположены 4 жгутика, каждый из которых берет начало от базального зерна (блефаропласта). Пятый жгутик заворачивает назад и идет вдоль края тела, прирастая к нему при помощи тонкой цитоплазматической перепонки. Лишь самый задний конец его торчит свободно. Этот пятый жгутик вместе с перепонкой образует так называемую ундулирующую мембрану, которая находится в постоянном волнообразном движении и играет существенную роль в движении самого жгутиконосца. Через всю цитоплазму от области расположения базальных зерен до самого заднего конца проходит а к-

состиль. Он представляет собой опорную эластичную нить, которая является внутренним скелетом простейшего. Наличие его свойственно и многим другим паразитическим жгутиконосцам. Трихомонады живут в содержимом кишечника, обладающем довольно густой консистенцией, им приходится передвигаться в этой среде. Одно ядро помещается на переднем конце тела.

У трихомонад имеется ротовое отверстие, расположенное на переднем конце, вблизи основания жгутиков, на стороне, противоположной той, по которой проходит ундулирующая мембрана. Размножаются трихомонады продольным делением.

В кишечнике человека трихомонады встречаются довольно редко. При массовом размножении могут, по-видимому, вызывать понос.

Трихомонады встречаются кроме кишечника человека в кишечнике многих позвоночных животных, в частности кроликов, мышей, ящериц.

В верхних отделах тонкого кишечника человека довольно часто встречается еще один вид паразитических жгутиконосцев — *лямблии* (Lamblia intestinalis, рис. 46). Этот вид обладает весьма сложным строением. Форма тела грушевидная, заостряющаяся к заднему концу. Длина около 15 мкм, ширина в передней части 7—8 мкм. Все строение лямблии строго двустороннесимметрично. По продольной длинной оси ее можно рассечь на две зеркально равные половинки. Все тело довольно сильно сплющено в спинно-брюшном направлении. Спинная сторона выпуклая, брюшная плоская. В передней части брюшной поверхности лямблий имеется углубление, представляющее собой присоску, при помощи которой жгутиконосец плотно присасывается к эпителиальным клеткам кишечника (рис. 46). Посередине тела до самого заднего конца проходит двойной аксостиль, состоящий из двух эластичных нитей. Имеется четыре пары жгутиков, расположение которых ясно видно на рисунках. Задняя пара их является продолжением аксостилей. Ядер два, они лежат справа и слева от аксостилей в области присоски.

Лямблии — очень нежелательные «гости» кишечника человека. Нередко заражение ими проходит без каких-либо болезненных симптомов. Вместе с тем известны многочисленные случаи, когда заражение лямблиями сопровождалось кишечными расстройствами. У человека лямблии гораздо чаще встречаются у детей, чем у взрослых.

Попадая в нижние отделы кишечника, лямблии могут инцистироваться: они теряют жгутики и одеваются оболочкой. В состоянии цист они и выходят из кишечника наружу. Человек заражается, проглатывая цисты лямблий.

Лямблии встречаются и у многих млекопитающих, в частности у кроликов и мышей. Однако у каждого вида хозяина существует свой, свой-

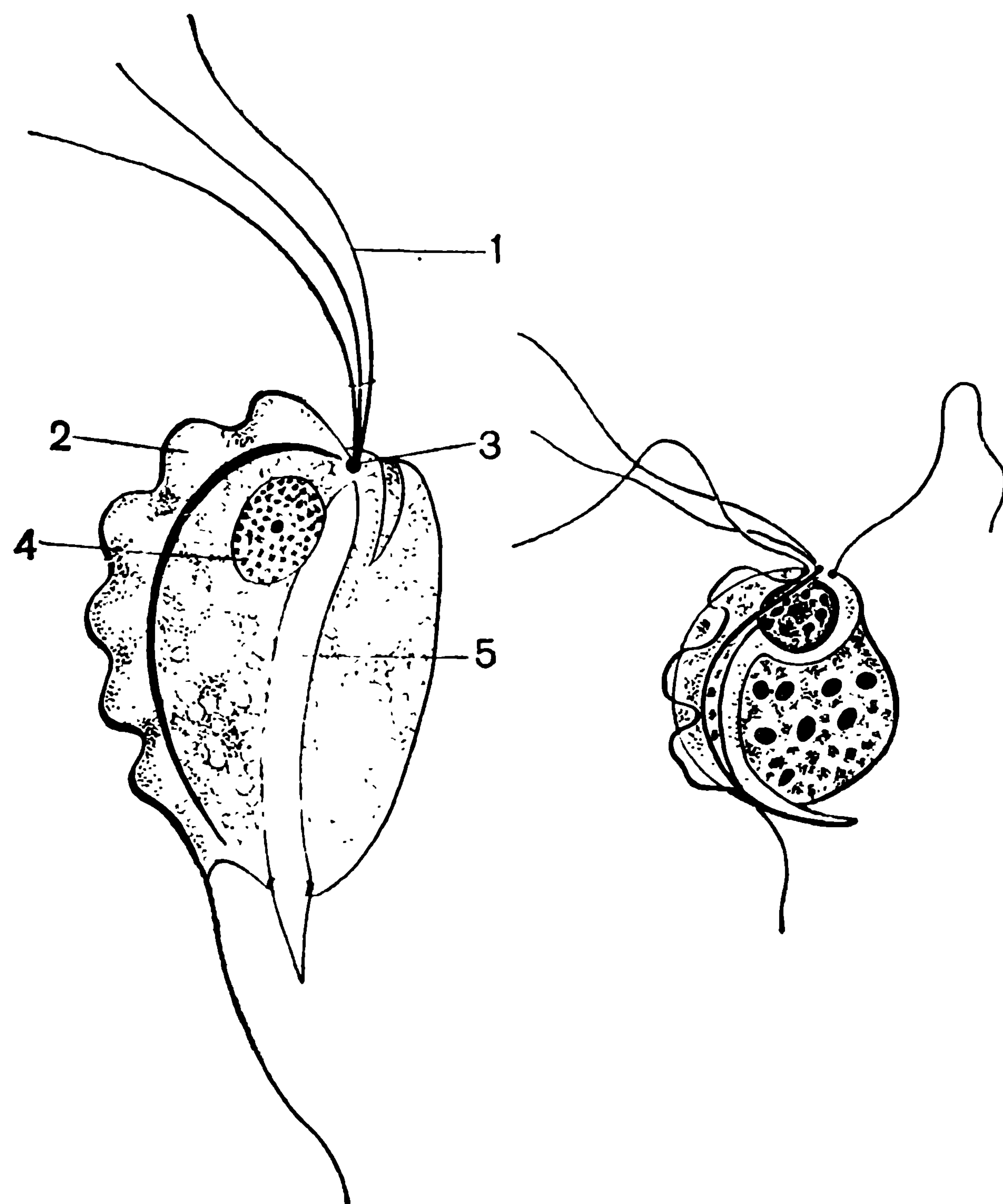
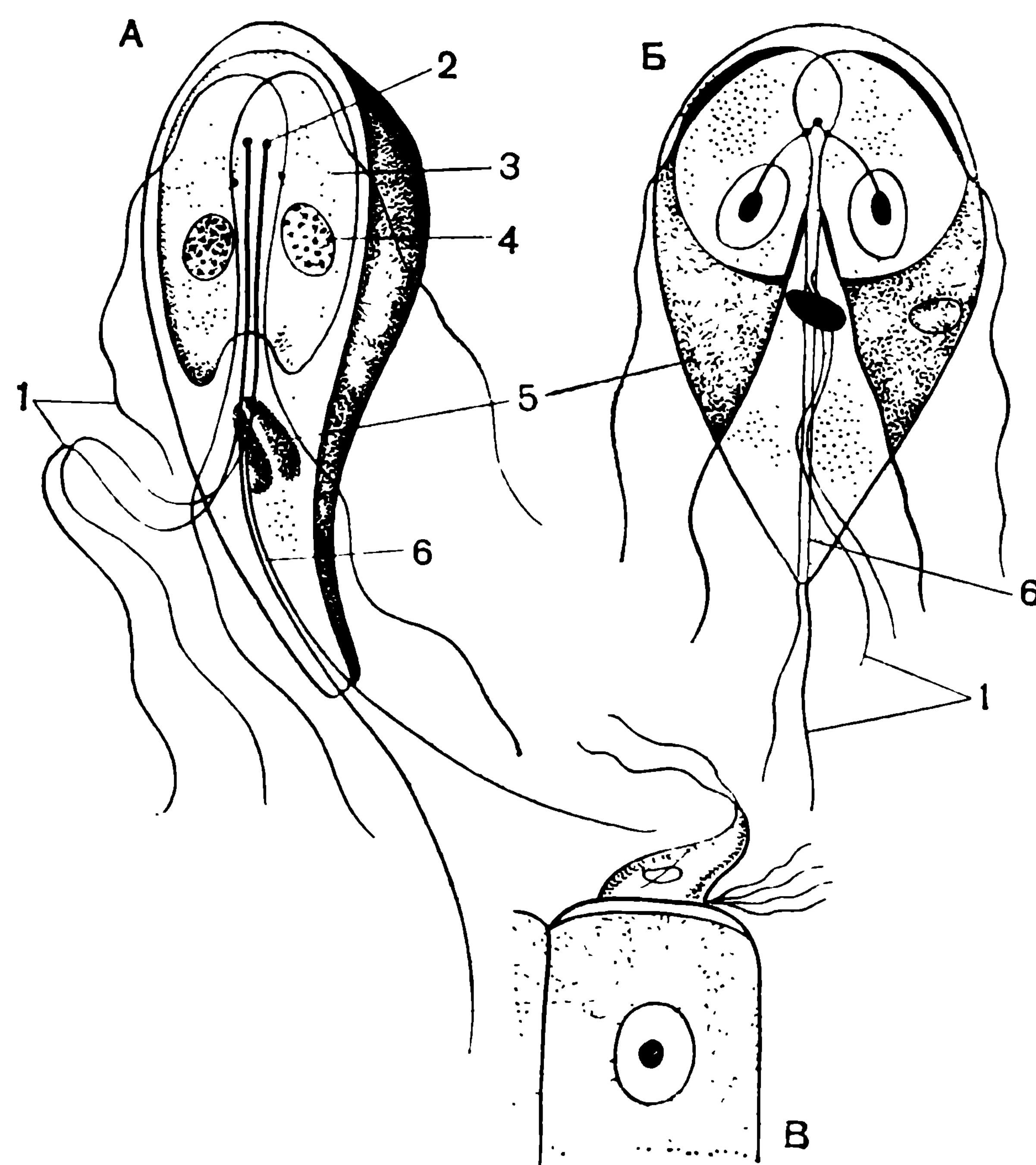


Рис. 45. Жгутиконосец Trichomonas hominis.

Слева — схема строения: *1* — жгутики; *2* — ундулирующая мембрана; *3* — базальные зерна жгутиков; *4* — ядро; *5* — аксостиль; *справа* — общий вид.

Рис. 46. Жгутиконосец Lamblia intestinalis:

А — вид сбоку; *Б* — вид с брюшной стороны; *1* — жгутики; *2* — базальные зерна; *3* — присоска; *4* — ядро; *5* — парабазальное тело; *6* — аксостиль; *В* — лямблия, присосавшаяся к эпителиальной клетке.



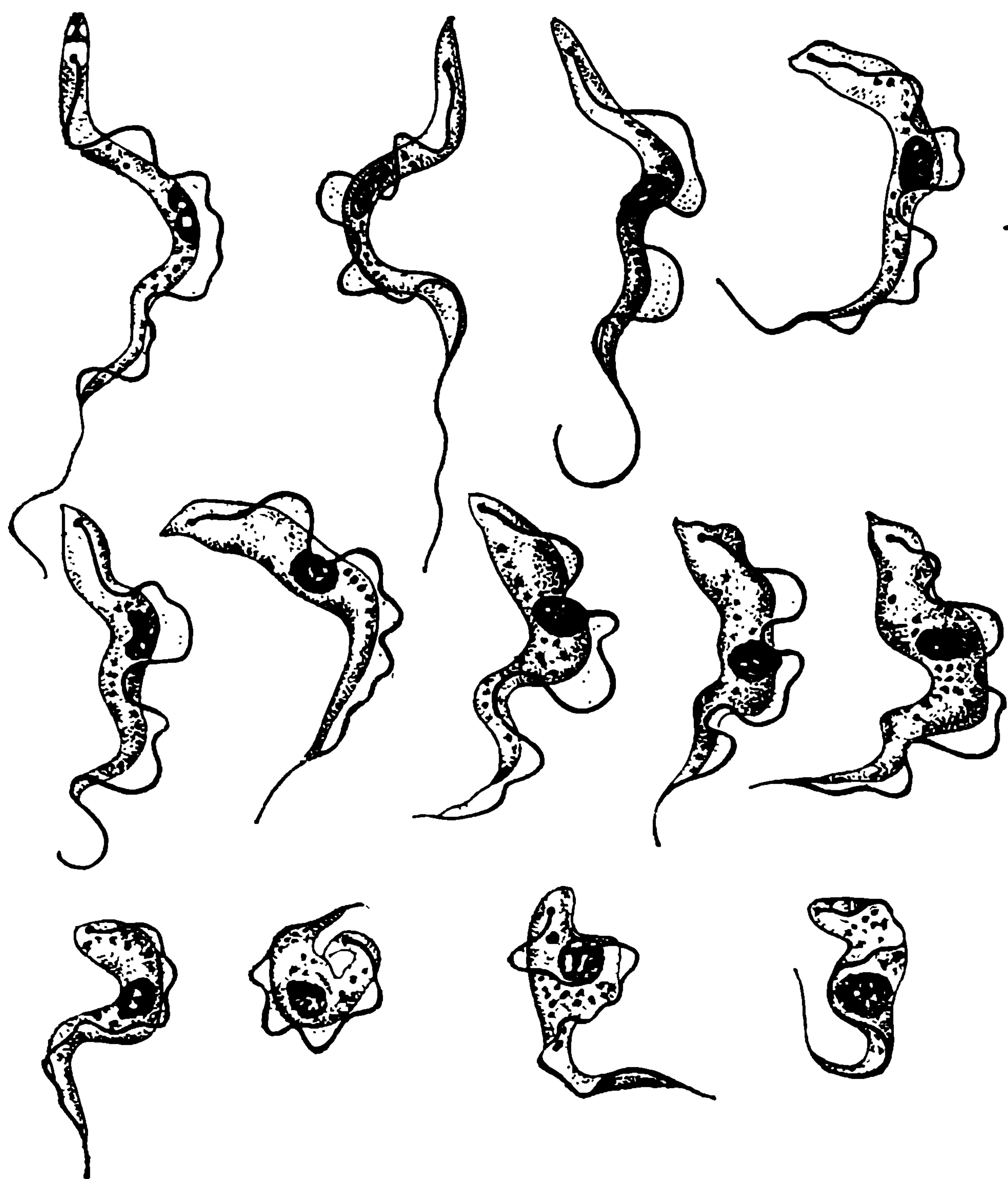
ственный только ему вид лямблий. Лямблии кролика или мыши не могут заразить человека. В этом выражается явление узкой специфичности этих видов паразитов.

ПАРАЗИТЫ КРОВИ

Значительное число видов жгутиконосцев — паразиты крови. Их среда обитания — жидкая часть (плазма) крови. Кровяные жгутиконосцы относятся к роду *трипаносом* (Trypanosoma). У человека паразитирует Trypanosoma gambiense, возбудитель тяжелого заболевания — с о н н о й б о л е з н и. Это заболевание широко распространено в Экваториальной Африке. На ранних стадиях заболевания трипаносома живет в плазме крови, на поздних стадиях она проникает в спинномозговую жидкость.

Строение трипаносом чрезвычайно своеобразно и характерно (рис. 47). Тело их продолговатое, суженное на обоих концах и сплющенное в одной плоскости. Длина равняется 15—30 мкм. От переднего конца вперед выдается короткий жгутик. Он продолжается вдоль почти всего тела и соединяется с его краем тонкой протоплазматической перепонкой, образуя, как и у трихомонад, ундулирующую мембрану. Несколько не доходя до заднего конца тела, базальная часть жгутика входит внутрь цитоплазмы. У основания его расположено базальное зерно и особое, резко окрашивающееся различными красками довольно крупное тельце — кинетопласт. Сходный органоид имеется и у некоторых свободноживущих жгутиконосцев, например у видов рода Bodo (рис. 42). Это дает основание род Trypanosoma, так же как и Bodo, отнести к отряду Kinetoplastidea.

Рис. 47. Различные формы жгутиконосца Trypanosoma gambiense — возбудителя сонной болезни человека.



Наблюдения за живыми трипаносомами в крови показывают, что движение их осуществляется благодаря энергичным волнообразным движениям ундулирующей мембраны. Ядро одно, несколько сдвинуто с середины тела кзади. В цитоплазме содержатся резервные питательные вещества в виде разной величины гранул. Питание чисто сапрофитное. Размножение обычно осуществляется продольным делением.

Заболевание человека сонной болезнью при отсутствии лечения протекает очень тяжело. Первый период заболевания характеризуется явлениями лихорадки. Во втором периоде (когда трипаносомы проникают в спинномозговую жидкость) наблюдаются нервно-психические явления, сонливость, резкое истощение, которые приводят к смерти.

В настоящее время существуют специфические лекарственные вещества (например, германин), которые излечивают это тяжелое заболевание. В XIX в., когда терапия сонной болезни еще не была разработана и неизвестны были специфические лекарственные вещества, сонная болезнь представляла страшный бич Африки, от нее погибало огромное количество людей.

Какими путями происходит заражение человека трипаносомами, как проникают они в кровяное русло? Этому вопросу были посвящены многочисленные исследования, в результате которых удалось выяснить весь жизненный цикл возбудителя сонной болезни. Оказалось, что переносчиком трипаносомы является кровососущая муха *цеце* (Glossina palpalis), широко распространенная в Африке (рис. 48).

Когда муха насосется крови от больного сонной болезнью, то в кишечнике ее трипаносомы не погибают. Они энергично размножаются, несколько меняя при этом свою форму. Образуется так называемая к р и т и д и а л ь н а я стадия, которая отличается от трипаносом крови тем, что кинетопласт у нее сдвигается несколько вперед и оказывается расположенным на уровне ядра. После периода размножения трипаносомы вновь приобретают типичную форму и активно проникают в слюнные железы и хоботок мухи. Эти «метациклические формы» являются и н в а з и о н н ы м и, т. е. способными заражать. Если цеце с метациклическими трипаносомами укусит человека, то трипаносомы проникают в кровяное русло, где и размножаются, вызывая заболевание сонной болезнью.

Trypanosoma gambiense паразитирует, кроме человека, в крови антилоп. Однако, в отличие от человека, антилопы не страдают от трипаносом, не обнаруживают симптомов заболевания. В природных условиях антилопы являются постоянным источником заражения человека, так как мухи цеце в одинаковой степени нападают на человека и на антилоп. Сонная болезнь — это типичный пример трансмиссивного (передающегося через переносчика) заболевания с природной очаговостью. Борьба с такими заболеваниями особенно затруднительна, так как не только больной человек является источником распространения заболевания, но, кроме того, существует природный очаг возбудителя, представляющий постоянную угрозу как источник инфекции.

Трипаносомы паразитируют, кроме человека, в самых разнообразных позвоночных животных (в *рыбах*, *амфибиях*, *пресмыкающихся*, *птицах* и *млекопитающих*). Ряд видов трипаносом паразитирует и в домашних животных, вызывая подчас очень тяжелые заболевания.

Для крупного рогатого скота в Африке одним из наиболее опасных и широко распространенных заболеваний является болезнь, называемая нагана. Она вызывается одним из видов трипаносом (Trypanosoma brucei), которая также передается кровососущими мухами из рода Glossina.

В Южной Азии не менее распространена другая болезнь — сурра, вызываемая трипаносомой Trypanosoma brucei.

В Советском Союзе трипаносомные заболевания рогатого скота не играют сколько-нибудь заметной роли. Гораздо более распространены они в южных районах СССР у верблюдов и лошадей. Возбудитель трипаносомозов верблюдов, по-видимому, тождествен Trypanosoma evansi и передается слепнями. У лошадей трипаносомы вызывают случную болезнь (возбудитель — Trypanosoma equiperdum). Возбудитель этого заболевания не передается переносчиками, а переходит от одного животного к другому через слизистые половых путей в момент случки.

К семейству *трипаносомид* относятся также представители рода *лейшманий* (Leishmania), два вида которых являются возбудителями тяжелых заболеваний человека. Leishmania tropica вызывает кожное заболевание, известное под названием лейшманиоза или пендинской язвы. Эта болезнь широко распространена в Южной Азии, Северной Африке, в некоторых районах Южной Европы (Италия). В дореволюционное время пендинская язва часто наблюдалась в России в Средней Азии (Туркестан, Узбекистан). В настоящее время благодаря профилактической и лечебной работе советских органов здравоохранения заболеваемость кожным лейшманиозом в Советском Союзе резко снизилась. Борьба с кожным лейшманиозом особенно затруднительна тем,



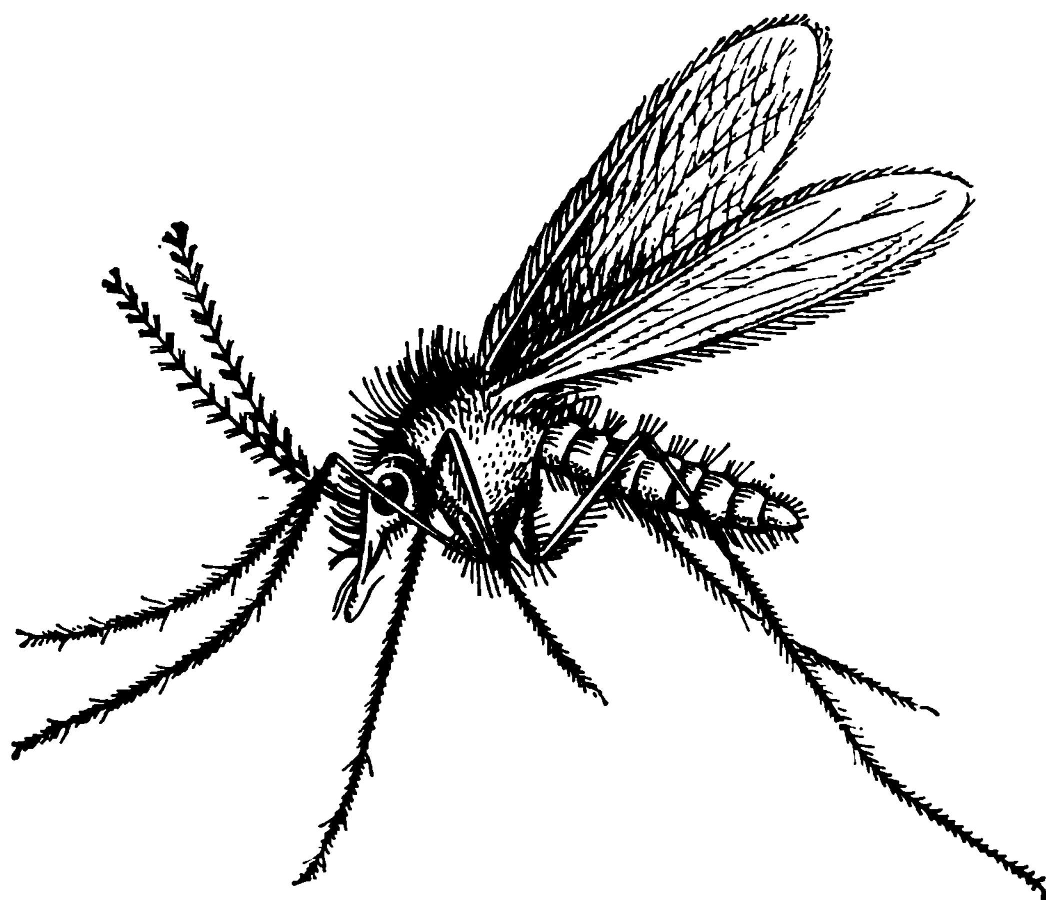
Рис. 48. Муха Glossina palpalis (цеце):
слева — вид со спинной стороны; *справа* — вид сбоку (муха, насосавшаяся крови).

что эта болезнь, подобно сонной болезни, является трансмиссивным заболеванием с природной очаговостью. Как показали многолетние исследования советских ученых, человек заражается при укусе кровососущим насекомым из отряда двукрылых — *москита* (род Phlebotomus, рис. 49), зараженного лейшманиями. В свою очередь, москиты могут заразиться ими при укусе больного человека в области язвы.

Кроме человека хозяином Leishmania tropica является еще обитающий в пустынных районах Средней Азии грызун — *большая песчанка*. В природе естественная циркуляция паразита осуществляется между большой песчанкой и москитом. Этому способствует и то обстоятельство, что москиты живут в норах большой песчанки. Таким образом, большая песчанка — это естественный резервуар Leishmania tropica, которые через москитов передаются человеку.

Заболевание начинается с того, что на коже (чаще всего на открытых частях тела — на руках,

Рис. 49. Переносчик лейшманиозов москит Phlebotomus pappatisii.
Самка, увеличенная в 13 раз.



мый передний отдел кишечника и при укусе вводится в кожу жертвы.

Другая болезнь человека, вызываемая лейшманиями, — висцеральный (внутренностный) лейшманиоз, или кала-азар. Возбудитель его Leishmania donovani морфологически неотличим от описанной выше Leishmania tropica. Переносчик и здесь — москиты. Кала-азар также распространен в Южной Азии, Северной Африке, Малой Азии. В Советском Союзе известен в Средней Азии. За последние годы случаев заболевания кала-азаром в Советском Союзе зарегистрировано не было. Это очень тяжелое заболевание, проявляющееся в лихорадке, малокровии, общем истощении и гипертрофии печени и селезенки, при отсутствии лечения обычно приводящее к смертельному исходу. Возбудитель поражает различные внутренние органы, особенно часто встречается в эндотелии кровеносных сосудов, в селезенке, печени, костном мозгу, лимфатических железах. Это заболевание чаще поражает детей, чем взрослых.

Кроме человека носителями лейшманий, вызывающих кала-азар, могут быть собаки, которые в распространении этого заболевания играют, по-видимому, немаловажную роль.

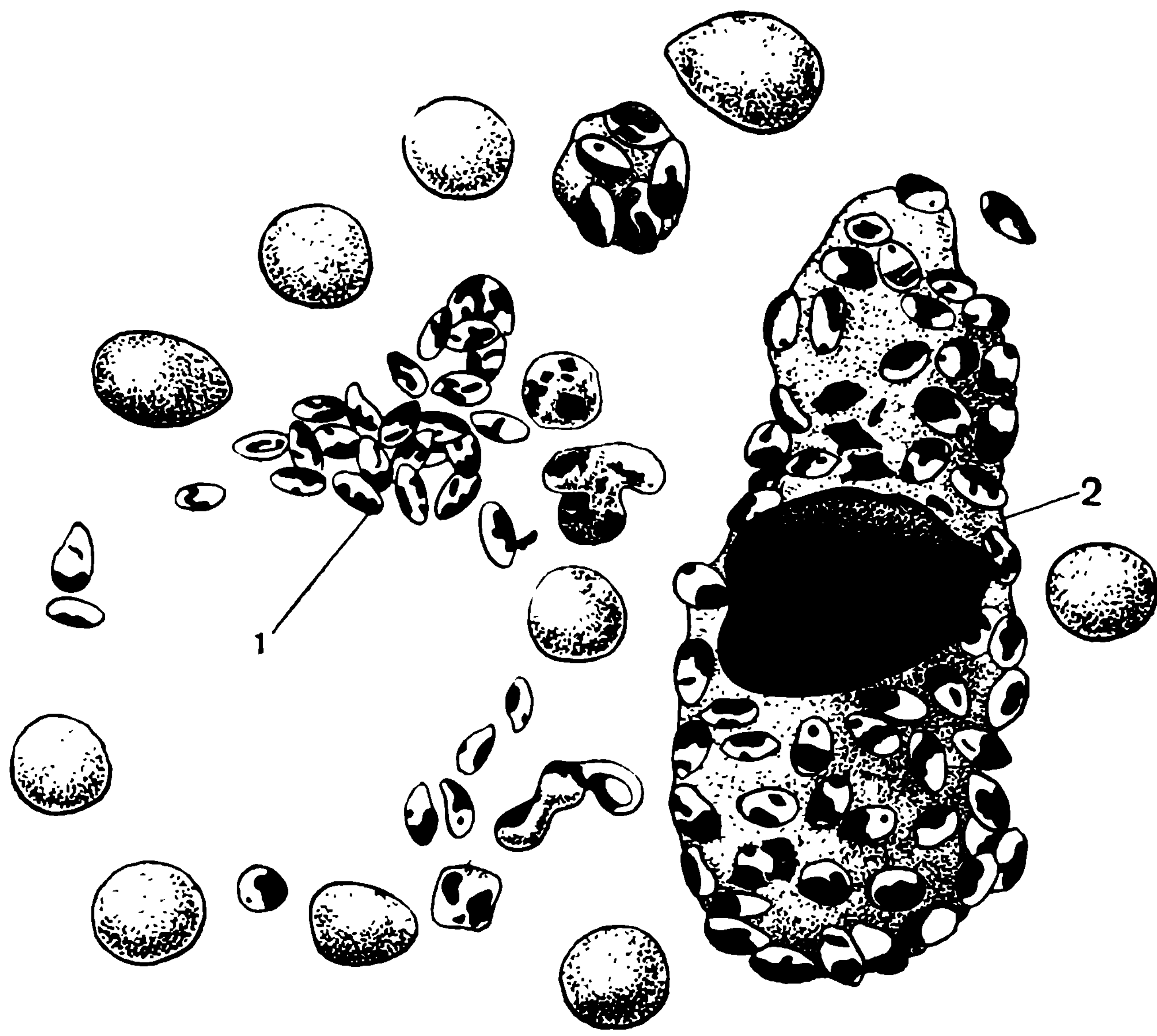


Рис. 50. Возбудитель кожного лейшманиоза (пендинской язвы) Leishmania tropica:

1 — группа паразитов, выпавшая из клеток хозяина; *2* — клетка с многочисленными паразитами.

лице) появляется узелок, увеличивающийся до размеров ореха, а затем на этом месте возникает открытая язва. Она очень долго не заживает (1—2 года), затем зарубцовывается. Возбудитель заболевания — Leishmania tropica — локализуется либо в подкожной клетчатке, преимущественно в соединительнотканых клетках (рис. 50), либо в межклеточных промежутках. Возбудитель представляет собой мелкие овальные тельца длиной 4—7 мкм, шириной 3—4 мкм. Они в большом количестве заполняют клетки хозяина. Каждая клетка паразита имеет одно ядро и окрашивающееся тельце, которое является не чем иным, как кинетопластом, столь характерным для трипаносом.

Близ кинетопласта расположено базальное тельце жгутика (кинетосома). Свободная часть жгутика не выражена. Отсутствие ее вполне понятно, так как лейшмании при внутриклеточном паразитизме неподвижны. Но если их выделить в культуру (они легко культивируются на питательных средах), то у лейшманий развиваются жгутики и они активно плавают. Эту жгутиковую стадию лейшманий называют лептомонадной формой благодаря сходству со жгутиконосцами рода Leptomonas.

Когда по ходу естественного цикла лейшмании попадают в кишечник москита, то они превращаются также в лептомонадную форму. Эти стадии в кишечнике переносчика размножаются продольным делением. Затем часть их перемещается в са-

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ ЗЕМНОВОДНЫХ

В заднем отделе кишечника земноводных обитают многочисленные виды паразитических простейших — жгутиконосцев и инфузорий, легко доступных для наблюдения. Из жгутиконосцев особенно богато представлены разные виды отряда *опалинид* (Opalinidea). В заднем отделе кишечника лягушек в огромных количествах встречаются разные виды рода *опалин* (Opalina). Это очень крупные простейшие, достигающие 1 мм. У наиболее обычной в наших травяных лягушках O. ranarum, как и у других опалин, тело плоское, листовидное. Оно не вполне симметрично: косо срезано спереди и закруглено сзади (рис. 51). Поверхность тела покрыта многочисленными жгутиками, количество которых измеряется многими тысячами. Они расположены продольными и несколько S-образно изгибающимися рядами. Хорошо разграничены эктоплазма и эндоплазма. В эндоплазме разбросано несколько десятков небольших ядер. Здесь мы встречаемся с примером многоядерного простейшего. Сократительных вакуолей у опалин нет.

Среди опалин нередко встречаются делящиеся особи. Борозда деления при этом проходит косо (рис. 52), что не позволяет это деление рассматривать ни как продольное, ни как поперечное.

До недавнего времени опалин причисляли к инфузориям в качестве самостоятельного подкласса. Основанием для этого служило большое количест-

во ресничек (жгутиков), которые целиком покрывают все тело сплошными рядами (см. ниже об инфузориях, с. 95). Однако у опалин отсутствуют основные черты, характерные для инфузорий: ядерный дуализм и половой процесс типа конъюгации (см. с. 99). Это заставило выделить их из инфузорий и рассматривать как своеобразное многожгутиковое простейшее из класса жгутиконосцев. У опалин нет ротового отверстия и питание совершается осмотически.

Как осуществляется заражение новых особей хозяина, как заражаются ими головастики? Основные этапы жизненного цикла хозяина (лягушки) и паразита (опалин) очень точно «синхронизированы», что обеспечивает заражение.

В лягушках, пойманных ранней весной в момент икрометания, встречаются очень мелкие особи опалин, образующиеся в результате многократных делений. Это предцистные формы. Они инцистируются и выходят из лягушки, падая на дно водоема. Там они лежат до тех пор, пока не будут проглочены головастиками. В их кишечнике из цист вылупляются мелкие опалины, которые путем деления дают начало еще более мелким одноядерным клеткам — г а м е т а м. Эти клетки попарно сливаются, причем происходит слияние не только цитоплазмы, но и ядер. Из образовавшихся зигот в дальнейшем развиваются многоядерные опалины. Интересно отметить, что половой процесс опалин совершается только на одном этапе цикла — в головастиках. Полового процесса у опалин в теле лягушек никогда не происходит, и размножаются они бесполым путем.

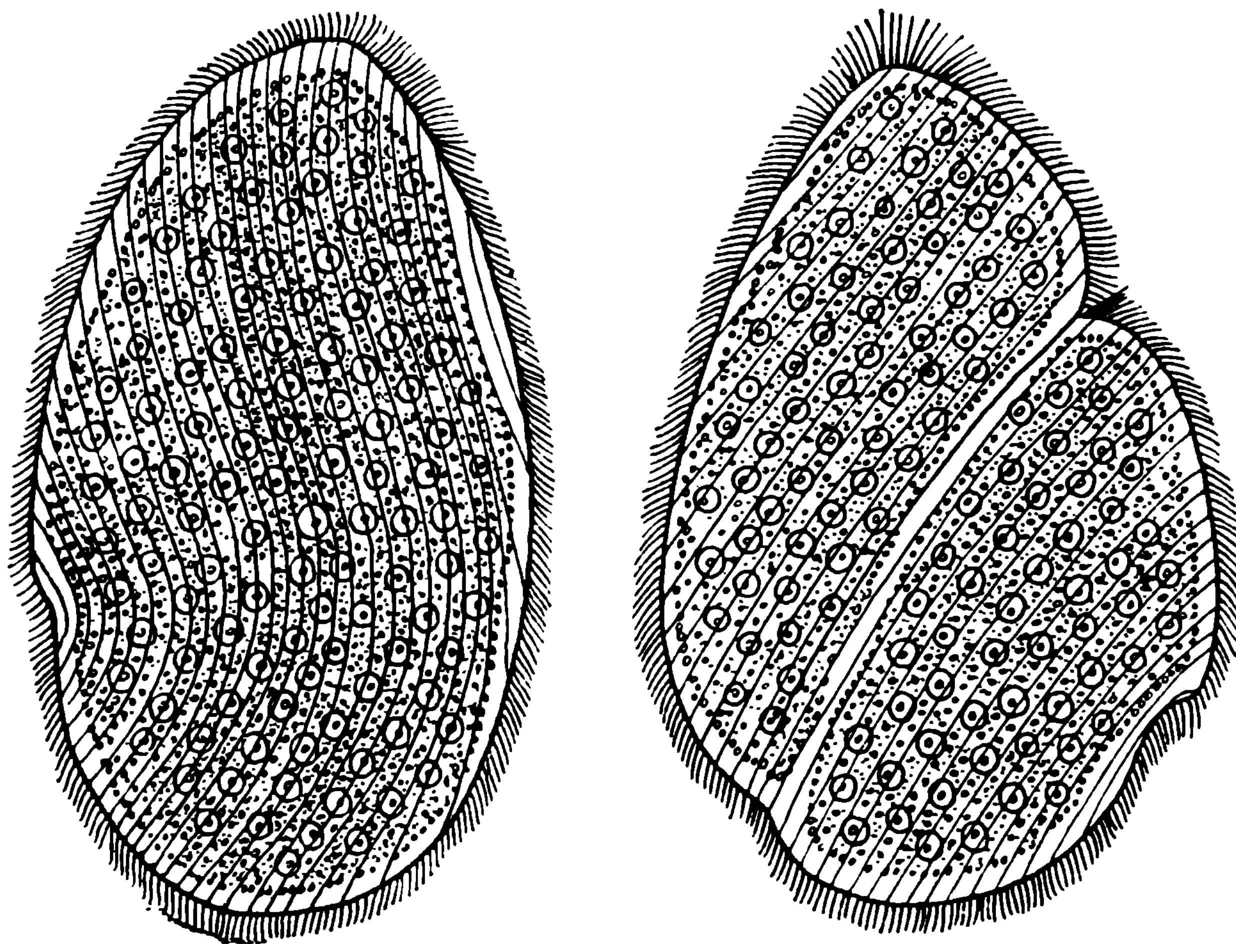


Рис. 51. Паразитический жгутиконосец из задней кишки лягушки Opalina ranarum.

Видно большое количество жгутиков и ядер; *слева* — неделящаяся особь; *справа* — деление, борозда проходит косо по отношению к длинной оси простейшего.

ЖГУТИКОНОСЦЫ, ОБИТАЮЩИЕ В КИШЕЧНИКЕ ТЕРМИТОВ И ТАРАКАНОВ

Термиты — это большая группа (отряд) преимущественно тропических насекомых, характерных своим «общественным» образом жизни. На территории Советского Союза термиты встречаются в Средней Азии и в окрестностях Одессы. Эти насекомые, образующие большие колонии и строящие сложные гнезда — термитники, питаются преимущественно растительной пищей, в том числе древесиной, поглощая ее в больших количествах. В кишечнике термитов, а именно в задней кишке, образующей большое расширение, живет огромное количество жгутиконосцев. Видовой состав их исключительно разнообразен. В настоящее время описано свыше 200 видов жгутиконосцев, обитающих в кишечнике термитов.

Жгутиконосцы из кишечника термитов относятся к нескольким отрядам. Это наиболее сложно устроенные среди жгутиконосцев формы (рис. 52). Количество простейших в кишечнике термитов иногда настолько велико, что составляет до $^1/_3$ массы тела насекомого! Для многих жгутиконосцев характерно большое количество жгутиков, которые или сосредоточены на переднем конце тела, или занимают значительную часть его поверхности. Жгутики могут быть расположены продольными рядами, по спирали (относительно продольной оси тела) или поперечными рядами. Иногда жгутики собраны пучками на переднем конце (рис. 52). Размеры жгутиконосцев различны, они варьируют от 30—40 мкм до 0,5 мм и более.

Ядерный аппарат у разных представителей устроен неодинаково. Некоторые виды (рис. 52, *Г*) имеют одно крупное ядро. Другие являются многоядерными. Иногда число ядер невелико (рис. 52, *В*), и они располагаются венчиком на переднем конце тела. Иногда же число ядер достигает нескольких десятков (рис. 52, *Д*), и они сосредоточены в передней трети тела.

Характерной особенностью строения некоторых жгутиконосцев, обитающих в кишечнике термитов, является наличие у них опорных образований — а к с о с т и л е й. Пример таких эластических скелетных структур мы уже видели у трихомонад и лямблий (с. 69). Часто имеется не один, а целый пучок аксостилей (рис. 52, *Д*).

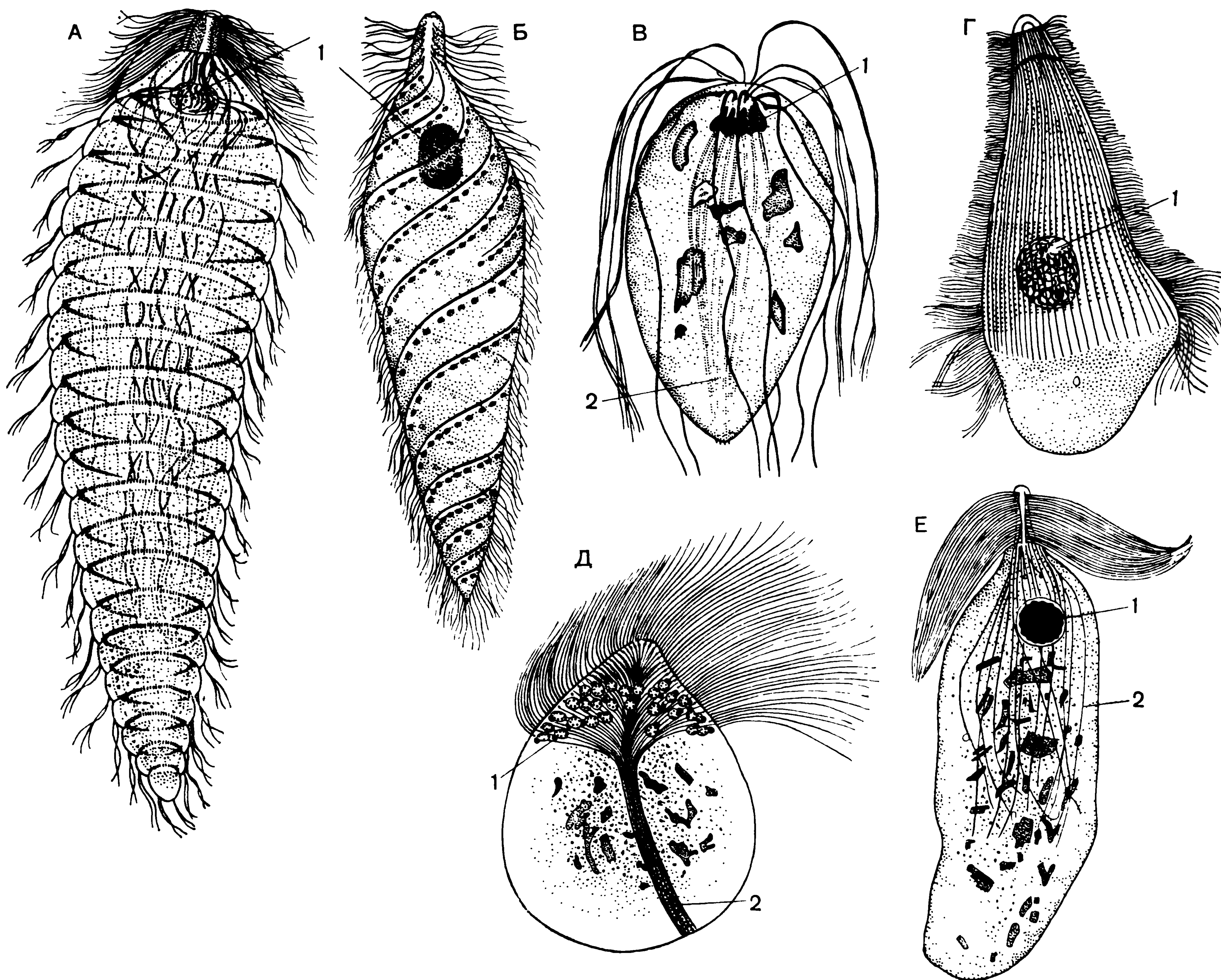
В цитоплазме жгутиконосцев, обитающих в кишечнике термитов, обычно имеется большое количество пищевых включений. Это кусочки растительных тканей разных размеров. Заглатывание пищи происходит различными способами. Ротовое отверстие у большинства видов отсутствует. Часть их цитоплазмы не имеет резко очерченной пелликулы, а сохраняет способность образовывать выросты, напоминающие псевдоподии. При помощи таких выростов жгутиконосец заглатывает частицы растительных тканей, присутствующие всегда

в большом количестве в кишечнике термита. На рисунке 53 изображены последовательные стадии заглатывания жгутиконосцем из рода *трихонимфа* (Trichonympha) довольно крупного кусочка древесины. Захват пищи осуществляется и по-другому. Для заглатывания мелких частиц на заднем конце жгутиконосца образуется временное впячивание, в которое втягиваются кусочки пищи. Впячивание замыкается, и пищевые частицы оказываются лежащими в цитоплазме простейшего.

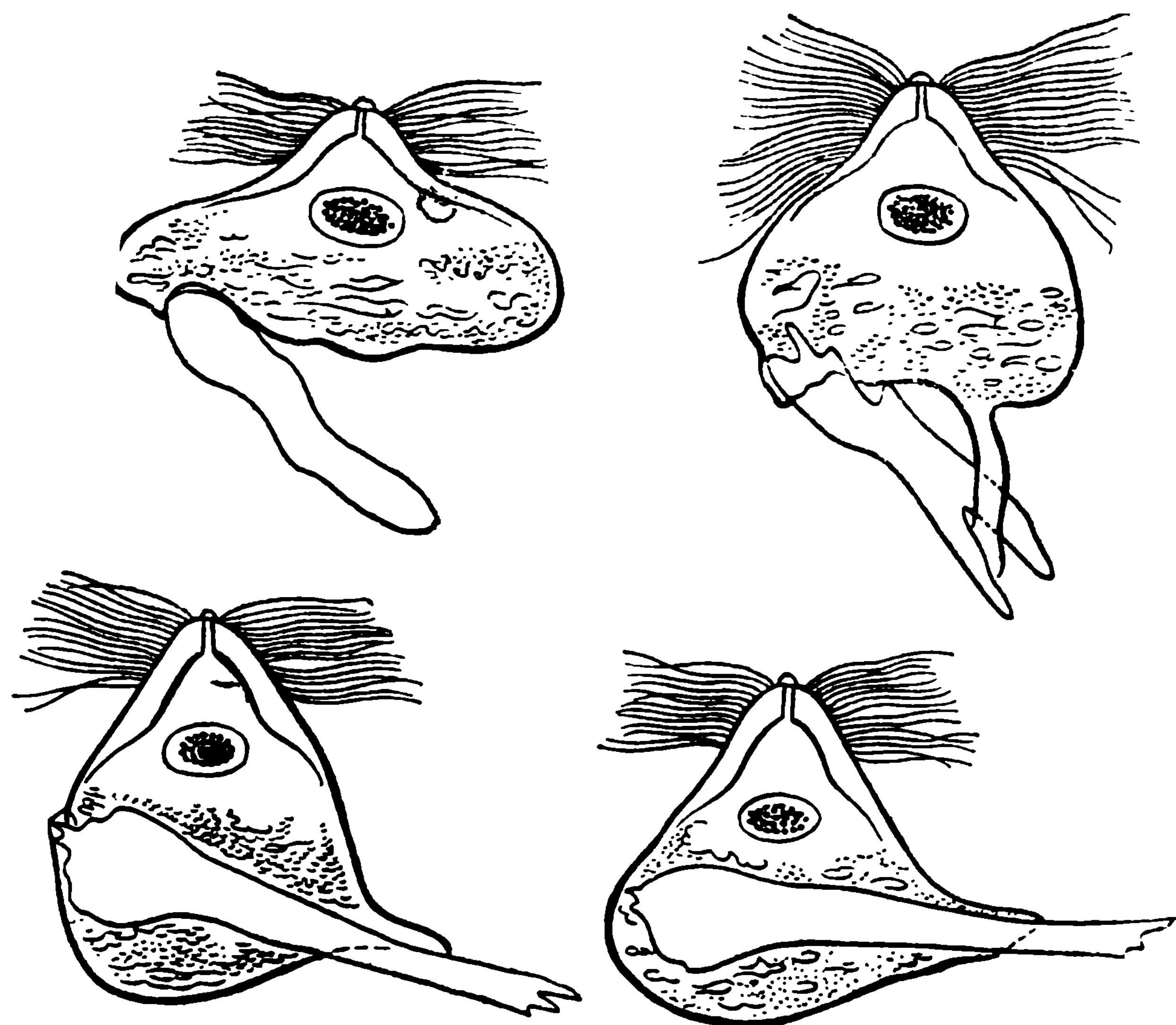
Установлено, что взаимоотношения между термитами и населяющими их кишечник жгутиконосцами—это явление тесного симбиоза: жгутиконосцы могут существовать только в кишечнике термитов, содержимое которого является для них средой обитания и источником пищи. Но и термиты не могут существовать без жгутиконосцев. Пищей для термитов служит почти исключительно клетчатка (древесина). Заглоченная пища переваривается в основном в заднем отделе кишечника, заселенном жгутиконосцами. В кишечнике самих термитов не выделяется ферментов, расщепляющих клетчатку. Напротив, в теле симбиотических жгутиконосцев обнаружен фермент целлюлаза, расщепляющий клетчатку. Жгутиконосцы переводят клетчатку в растворимое состояние, используя при этом лишь часть переработанного вещества. Таким образом, питание термитов в значительной мере осуществляется при участии симбиотических простейших. Довольно простым

Рис. 52. Различные жгутиконосцы из кишечника термитов:

А — Teratonympha mirabilis; *Б* — Spirotrichonympha flagellata; *В* — Coronympha octonaria; *Г* — Trichonympha turkestanica; *Д* — Calonympha grossi; *Е* — Rhynchonympha tarda; *1* — ядро; *2* — аксостили.



методом можно освободить термитов от жгутиконосцев, не повреждая самих насекомых. Если их поместить в чистый кислород при давлении в 3 атм, все простейшие вскоре погибают, тогда как термиты остаются живыми. После освобождения насекомых от простейших Кливленд помещал их в нормальные условия с обильным количеством древесной пищи. В таких же условиях жили и нормальные термиты, т. е. содержащие простейших в кишечнике. Термиты со жгутиконосцами жили в условиях опыта в стеклянных сосудах долгое время, до 1—1,5 лет, пока не наступала естественная смерть их от старости. Напротив, насекомые, лишенные жгутиконосцев, выживали не более 10—14 дней и потом неизбежно погибали. При этом они энергично поглощали пищу, но она не могла у них перевариваться. Стоило искусственно заразить таких «стерильных» термитов жгутиконосцами, как они приобретали способность переваривать пищу и жить продолжительное время.


Рис. 53. Жгутиконосец из кишечника термитов — Trichonympha sp., заглатывающий кусочек древесины.

Мы уже говорили, что каждая особь термита имеет в кишечнике жгутиконосцев. Возникает вопрос: какими путями происходит проникновение в кишечник молодых личинок их симбионтов — жгутиконосцев? У термитов существует особый инстинкт слизывания друг у друга жидких экскрементов, выступающих в форме капельки из анального отверстия. Термит, проглатывающий содержимое задней кишки особи того же вида, получает некоторое количество усвояемой пищи, переведенной в растворенное состояние благодаря деятельности жгутиконосцев. Проглатывая жгутиконосцев, он вводит их в свой кишечник, где они продолжают жить и размножаться. Так же заражаются и молодые личинки.

В колонии термитов лишены жгутиконосцев лишь половозрелые взрослые особи. В термитнике обычно имеется одна самка («царица»), непрерывно откладывающая яйца. Эта самка не питается древесиной. Ее кормят «рабочие», которые представляют собой недоразвитых в половом отношении особей. Пищей служит отрыжка из переднего отдела кишечника, содержащая легкоусвояемые вещества.

Фауна жгутиконосцев развивается, кроме термитов, в кишечнике растительноядных тараканов рода Cryptocercus. Эти тараканы встречаются в нашей стране на Дальнем Востоке в Уссурийской тайге, где они живут в разлагающейся древесине пней, поваленных деревьев и т. п.

Рост и развитие термитов, как и других насекомых, сопровождается периодической линькой, в процессе которой сбрасывается тонкая хитиновая выстилка заднего отдела кишечника. При этом у большинства видов термитов выходят наружу и жгутиконосцы, и насекомое после линьки оказывается лишенным простейших. Очень скоро они вновь появляются, так как слинявшее насекомое начинает энергично слизывать жидкие экскременты окружающих особей. У тараканов Cryptocercus во время линьки жгутиконосцы заползают в просвет между отделяемой внутренней выстилкой и эпителиальной стенкой кишки, откуда по окончании линьки вновь выходят и заполняют просвет кишечника.

У жгутиконосцев, обитающих в кишечнике термитов, известно только бесполое размножение путем деления. Половой процесс у них отсутствует. Иное дело жгутиконосцы из кишечника таракана Cryptocercus. Работами К л и в л е н д а установлено наличие у них полового процесса по типу копуляции, который протекает строго периодически. Оказалось, что половые процессы жгутиконосцев находятся в строгом соответствии с линькой личинок. Как известно, рост насекомых на личиночных стадиях сопровождается периодическим сбрасыванием хитинового покрова, так как последний может растягиваться лишь до определенного предела, а затем, после линьки, заменяется новым хитиновым покровом. Процесс л и н ь к и — очень сложное явление. Наступление его связано с действием гормонов, которые выделяются некоторыми эндокринными железами насекомого и обусловливают отслаивание старой хитиновой кутикулы. У разных видов жгутиконосцев половой процесс происходит строго закономерно в разные сроки подготовительного к линьке периода или же вскоре (через 1—2 дня) после завершения линьки. Для каждого вида жгутиконосцев соотношение срока наступления полового процесса и линьки является строго определенным. Очевидно, выделяемые хозяином гормоны линьки воздействуют не только на насекомое, но

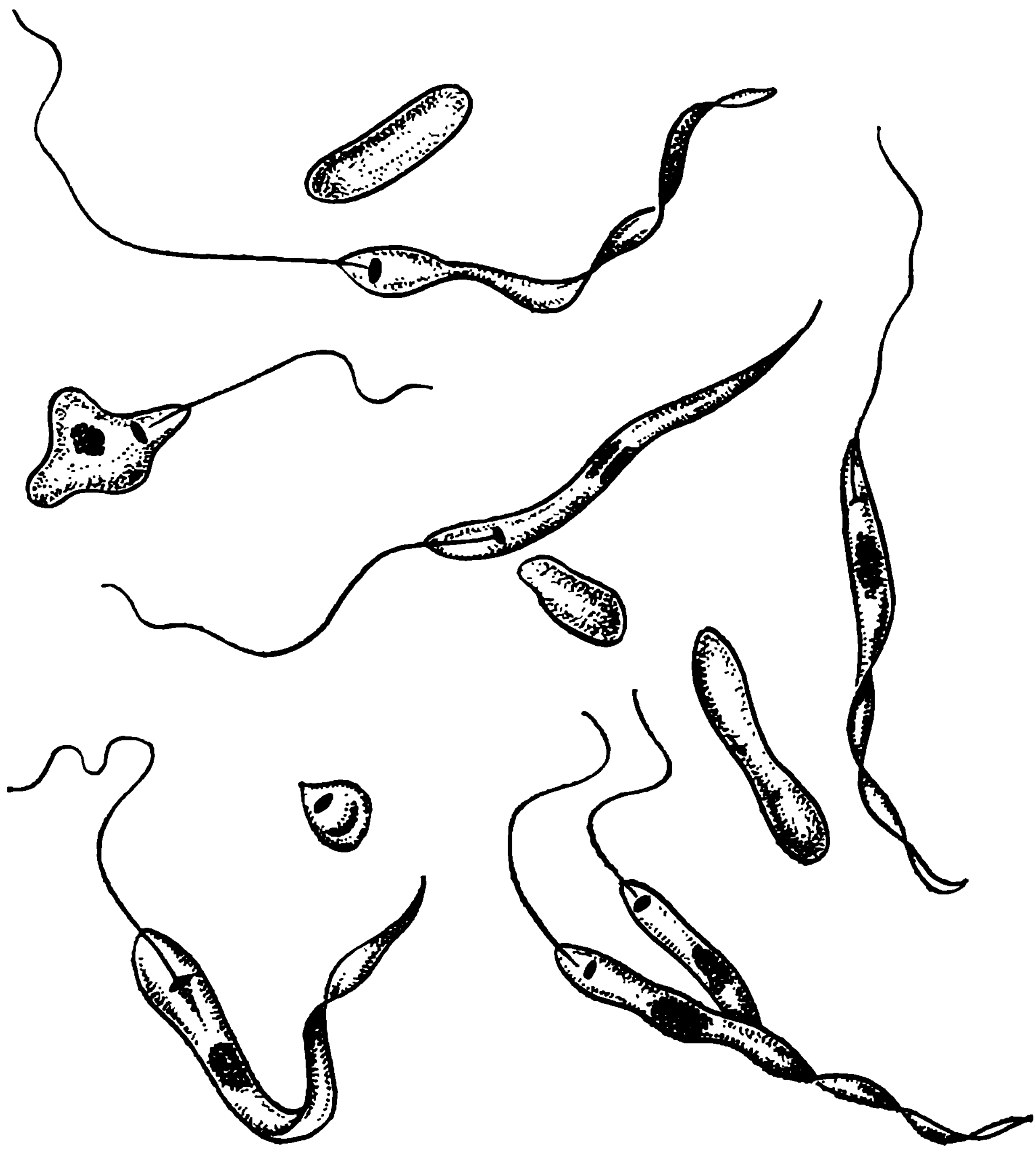


Рис. 54. Жгутиконосец Leptomonas davidi из млечного сока молочая.

и на обитателей его кишечника, стимулируя половое размножение. У взрослых тараканов, которые не растут и не линяют, половых процессов у населяющих кишечник жгутиконосцев не происходит.

ЖГУТИКОНОСЦЫ — ПАРАЗИТЫ РАСТЕНИЙ

Некоторые жгутиконосцы приспособились к паразитированию в растительных тканях. Хозяевами их являются растения с млечным соком. Это виды семейств молочайных, сложноцветных, маковых, ластовниковых и др. Жгутиконосцы — паразиты растений относятся к роду Leptomonas, принадлежащему к семейству *трипаносомид*, с некоторыми представителями которых мы познакомились выше (с. 70). Виды этого рода имеют одно ядро, один жгутик и кинетопласт, расположенный впереди ядра (рис. 54).

Живут Leptomonas в сосудах, наполненных млечным соком, в межклетниках, в вакуолях отдельных клеток. Нередко эти простейшие развиваются в растительных тканях в огромных количествах.

Массовое развитие жгутиконосцев наносит растениям большой вред, вызывает разрушение хлорофилла, опадение листьев и в конечном счете гибель растения. Жгутиконосцы — паразиты растений распространены преимущественно в тропических и субтропических странах, в умеренной зоне встречаются реже. Очень большой вред паразитические жгутиконосцы наносят в некоторых странах плантациям кофе. Особенно широко это заболевание кофе распространено в Гвиане (Южная Америка). Оно носит название некроз флоэмы, сопровождается пожелтением и опадением листвы. При сильном заражении кофейные деревца погибают в течение 3—12 месяцев.

Перенос возбудителя и заражение растений осуществляется насекомыми. Обычно переносчиками являются растительноядные клопы, сосущие соки растений.

Обзор важнейших представителей *жгутиконосцев* показал, насколько разнообразны эти организмы. Этот класс стоит как бы на границе растительного и животного мира, и многие представители его совмещают столь различные типы обмена веществ, как аутотрофный и гетеротрофный.

Эволюция жгутиконосцев шла в различных направлениях. Многие ветви их развития привели к образованию планктонных форм, примером которых являются панцирные жгутиконосцы. Особенно широкое развитие получил у жгутиконосцев паразитизм. Многократный переход к паразитизму осуществлялся в разных линиях их филогенетического развития. В ряде случаев на основе паразитизма возникли очень тесные симбиотические взаимоотношения, примером которых могут служить жгутиконосцы кишечника термитов и некоторых тараканов.

Интересный путь эволюции жгутиконосцев — переход к колониальным формам организации. Колонии их очень разнообразны и достигают у высших представителей (например, Volvox) очень сложной дифференцировки, выходящей уже за пределы одноклеточности. Колонию *вольвокса*, может быть, правильнее рассматривать как многоклеточный организм, поскольку, как мы видели, не все клетки колонии равноценны (с. 62). Возможно, что колониальность имела большое значение в эволюции органического мира и явилась переходным этапом к многоклеточным животным.

ТИП СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

Тип *споровиков* представляет собой обширную группу простейших организмов, ведущих исключительно паразитический образ жизни. Приспособление к паразитизму у них очень глубокое и совершенное. Хозяевами их являются самые различные беспозвоночные и позвоночные животные. Несколько видов споровиков паразитирует в человеке.

В процессе эволюции они приспособились к паразитированию в самых различных органах и тканях. Многие споровики — паразиты кишечника и различных органов, связанных с пищеварительной системой (в том числе печени). Имеются виды, паразитирующие в органах выделительной системы — почках. Органы кровеносной системы и кровь также служат средой обитания некоторых споровиков.

В этой группе простейших есть немало видов, приспособившихся к внутриклеточному паразитизму. Паразиты проникают внутрь клеток различных тканей хозяина, питаются, растут и развиваются за их счет.

Одной из форм глубокого приспособления споровиков к паразитизму явилась выработка сложных и разнообразных жизненных циклов, обеспечивающих заражение хозяина. По ходу циклов происходит смена разных форм размножения, ведущих, с одной стороны, к увеличению числа паразитов в данной особи хозяина, а с другой — к образованию таких стадий, которые служат для заражения новых особей хозяина.

У некоторых споровиков выработалось не только чередование различных форм размножения, но и смена хозяев, относящихся к разным видам и группам животного мира.

Многие виды споровиков приносят большой вред как возбудители заболеваний человека, домашних и промысловых животных.

В данном разделе мы ограничимся рассмотрением лишь немногих споровиков, представляющих наибольший биологический интерес или особенно большое практическое значение.

ОТРЯД ГРЕГАРИНЫ (GREGARINIDA)

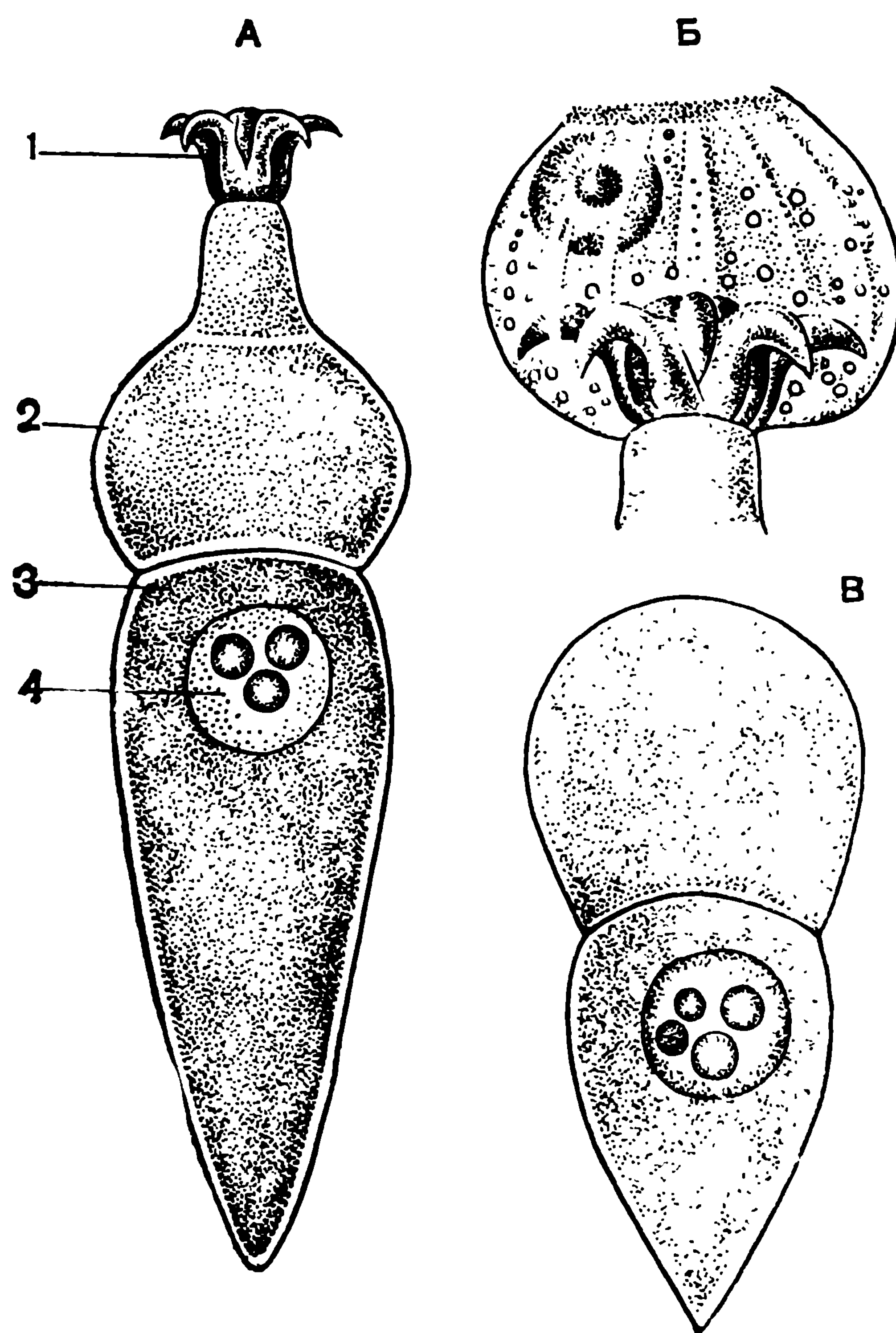
Грегарины — большая группа споровиков, включающая около 500 видов. Все без исключения грегарины — паразиты беспозвоночных. Наибольшее число видов их обитает в кишечнике членистоногих, в особенности часто у насекомых. Некоторые грегарины паразитируют и в других группах беспозвоночных — в кольчатых червях, иглокожих, оболочниках. Кроме кишечных грегарин, каковых большинство, имеются виды, живущие в полости тела, в органах размножения и др.

Строение. Наиболее сложно устроены грегарины, живущие в кишечнике членистоногих. На их примере мы и ознакомимся с организацией представителей этого отряда.

На рисунке 55 показано строение взрослой формы Corycella armata — грегарины из кишечника личинки жука-вертячки Gyrinus natator. Тело ее, достигающее довольно значительной длины, разделено на 3 отдела. В наиболее крупном заднем отделе помещается ядро. Этот отдел называется дейтомеритом. Впереди от него расположен протомерит. Он отделен от дейтомерита

Рис. 55. Грегарина Corycella armata:

А — взрослая грегарина: *1* — эпимерит; *2* — протомерит; *3* — дейтомерит; *4* — ядро; *Б* — эпимерит грегарины, внедрившийся в эпителиальную клетку кишечника; *В* — грегарина, сбросившая эпимерит.



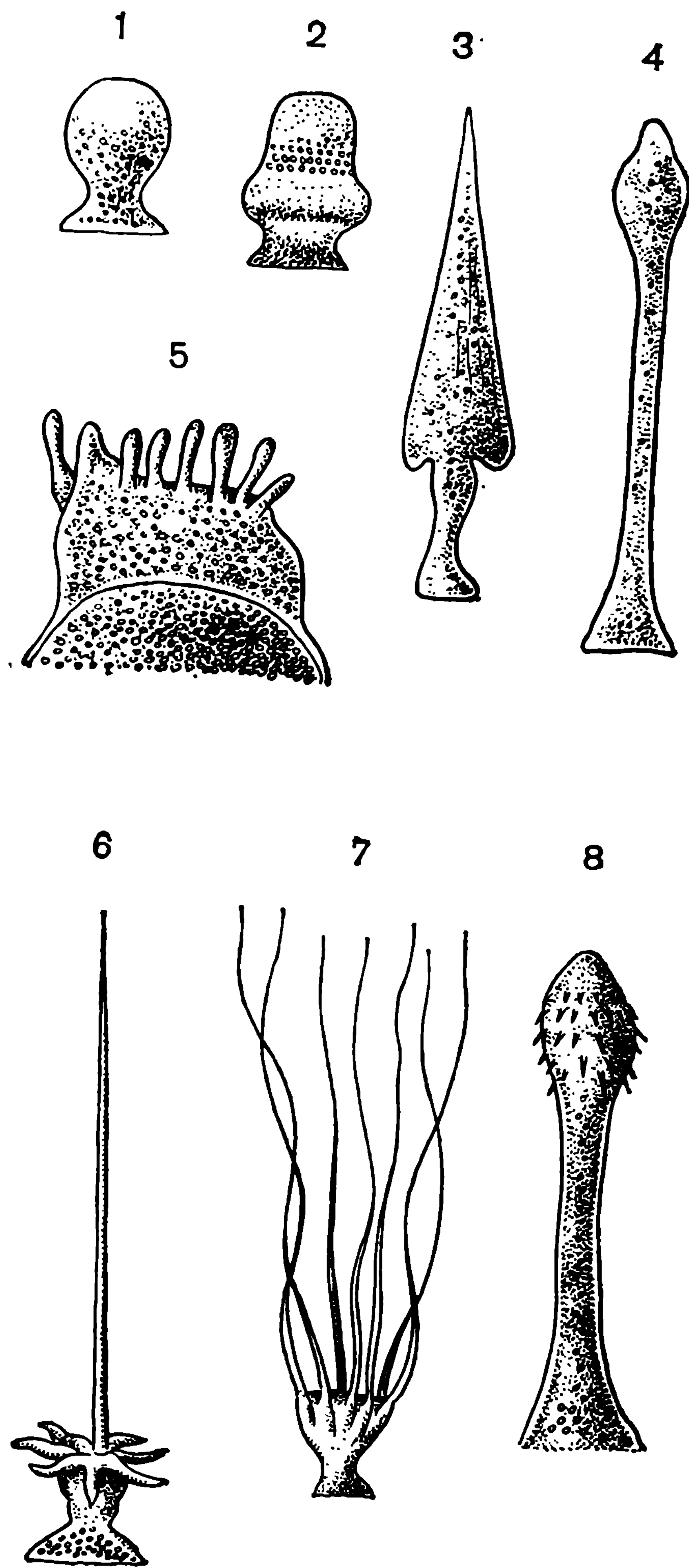


Рис. 56. Эпимериты различных видов грегарин:

1 — Gregarina longa; *2* — Sycia inipitata; *3* — Pileocephalus heeri; *4* — Stylocephalus longioollis, *5* — Echinomera hispida; *6* — Beloides firnus; *7* — Cometoides crinitus; *8* — Geniorhynchus monnieri.

тонкой прослойкой светлой цитоплазмы, представляющей собой продолжение слоя эктоплазмы. На самом переднем конце грегарины расположен э п и м е р и т. Этот участок тела служит для прикрепления грегарины к стенке кишечника. Часто он бывает снабжен крючьями, иногда нитевидными выростами и может принимать весьма причудливую форму. На рисунке 56 изображены некоторые характерные формы эпимеритов разных видов грегарин. По достижении предельных размеров, когда у грегарины наступают процессы полового размножения, эпимерит обычно отбрасывается. Он целиком состоит из эктоплазмы.

Разделение цитоплазмы грегарин на два слоя — эктоплазму и эндоплазму — выражено всегда очень отчетливо. Наружный слой эктоплазмы образует прочную пелликулу, определяющую постоянство формы тела грегарин. У некоторых грегарин в эктоплазме найдены тонкие скелетно-опорные волоконца, еще более увеличивающие прочность наружных слоев тела. Немногие виды грегарин способны несколько менять форму своего тела, сокращаться вдоль продольной оси. У таких видов в эктоплазме, на границе с эндоплазмой, найдены сократимые волоконца — миофибриллы.

Эндоплазма грегарины, резко отграниченная от эктоплазмы, при рассматривании под микроскопом живых грегарин выглядит темно-серой. Это обусловлено наличием в эндоплазме большого количества гликогена, нередко сконцентрированного в виде мелких гранул. В этом проявляется одна из характерных особенностей многих внутренностных паразитов, тело которых богато гликогеном. Кишечные паразиты живут в среде, в которой свободный кислород присутствует в ничтожных количествах. Это затрудняет или делает невозможными дыхательные процессы, сопровождающиеся поглощением кислорода. В этих условиях паразитические организмы вынуждены искать взамен дыхания другие источники энергии. Такими источниками оказываются процессы анаэробного (без участия свободного кислорода) расщепления гликогена, процессы гликолиза. Не вдаваясь в химическую характеристику этих процессов, отметим лишь, что при этом сложная молекула гликогена распадается на более простые органические соединения (в частности, некоторые органические кислоты). Этот процесс сопровождается выделением энергии. Однако в отношении количества освобождаемой энергии на единицу массы (на моль) гликогена при окислении выделяется во много раз больше энергии, чем при гликолизе. Окисление — гораздо более «экономичный» процесс, чем гликолиз. Поэтому обычно у организмов, основным источником энергии которых являются анаэробные гликолитические процессы, в теле имеются значительные скопления гликогена. Грегарины — один из ярких примеров, иллюстрирующих это правило.

Ядра, расположенные всегда в дейтомерите, имеют обычно вид пузырька, богатого ядерным соком и снабженного одним или несколькими крупными ядрышками.

Рассмотренное выше строение грегарины свойственно преимущественно кишечным паразитам. Оно характерно для группы видов, объединяемых в семейство Polycystidae. У представителей другого семейства — Monocystidae, которые паразитируют главным образом в полости тела, половых железах и других органах, строение более простое. У Monocystidae нет разделения на эпи-, прото- и дейтомерит, и тело их часто имеет червеобразную форму.

Наблюдая под микроскопом за живыми грегаринами, легко обнаружить, что они способны двигаться, медленно перемещаясь в содержимом кишечника. Это движение носит характер плавного

скольжения, не сопровождающегося изменением формы тела.

Механизм этого движения до настоящего времени не вполне ясен. По современным представлениям, он связан с имеющимися на наружной поверхности грегарин продольно идущими гребнями пелликулы. Эти гребни совершают периодические волнообразные движения, которые обусловливают медленное скользящее перемещение тела грегарины.

Размножение. У настоящих грегарин отсутствует бесполое размножение, они размножаются только половым путем. Рассмотрим типичный цикл развития грегарин (рис. 57).

Живущие в кишечнике насекомого грегарины, достигнув предельного роста, теряют эпимерит и соединяются попарно. Вокруг такой пары (с и з и г и я) выделяется общая оболочка (ц и с т а). Вскоре после инцистирования в каждой из соединившихся в сизигий особи начинается многократное последовательное деление ядра. В каждой особи образуется множество ядер. К концу этого процесса все ядра располагаются по периферии грегарины и вокруг каждого из них обособляется небольшой участок цитоплазмы. Так формируется множество мелких одноядерных клеток. Большая часть цитоплазмы при этом остается неиспользованной. Это так называемое остаточное тело, которое в дальнейшем процессе размножения участия не принимает. Мелкие одноядерные клетки представляют собой половые клетки — гаметы. Эти клетки сближаются попарно и сливаются [1].

У некоторых видов грегарин гаметы, образуемые обоими соединившимися в сизигий особями, по размерам и строению неотличимы друг от друга. У других видов они различны. Одна особь дает начало округлым и неподвижным гаметам. Это женские гаметы. Другая особь образует удлиненные гаметы, снабженные жгутиковидным выростом. Это мужские подвижные гаметы.

Образовавшиеся в результате оплодотворения зиготы сразу же покрываются оболочкой, принимая при этом веретенообразную, а нередко бочонковидную форму. Покрывшаяся оболочкой зигота носит название о о ц и с т ы. Оболочка цисты в этот период цикла развития еще не разрушается. Таким образом, многочисленные образовавшиеся после копуляции гамет ооцисты лежат внутри оболочки цисты. На этой стадии, а иногда и несколько позже, цисты с ооцистами выводятся

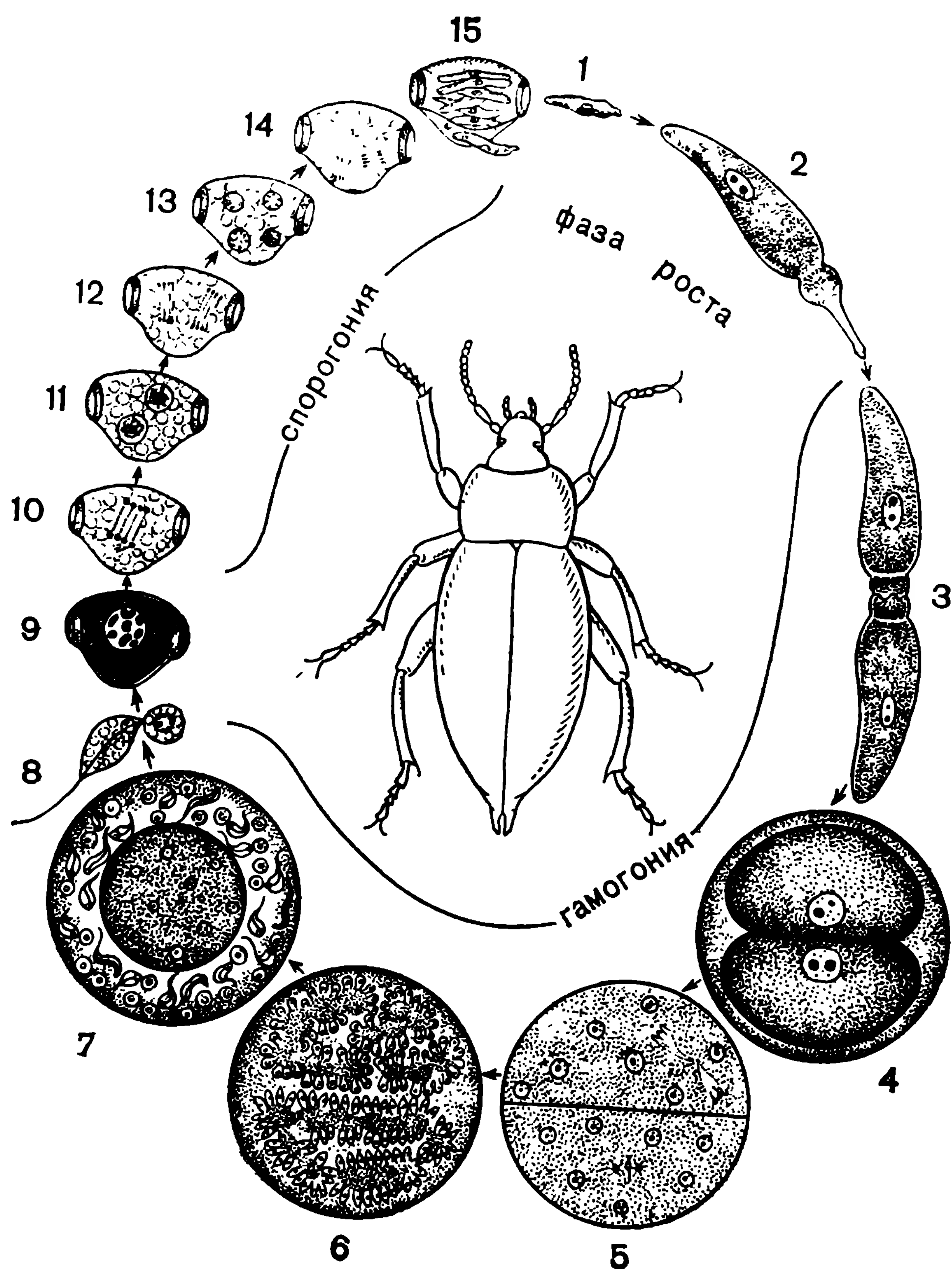


Рис. 57. Цикл развития грегарины Stylocephalus longicollis:

1 — 4 — в кишечнике жука Blaps mortisaga: *1* — спорозоит; *2* — гамонт; *3* — соединение двух особей, образование сизигия; *4* — циста с двумя округлившимися гамонтами; *5—15* — грегарина во внешней среде: *5*, *6* — деление ядер гамонтов, ведущее к образованию половых клеток (гамет); *7* — сформированные гаметы; *8* — копуляция гамет; *9* — зигота, образовавшая оболочку (ооциста); *10—14* — развитие спорозоитов в ооцисте (спорогония); *15* — спорозоиты, выходящие из ооцисты.

из кишечника наружу. Последним этапом цикла развития грегарины является процесс размножения ооцисты, получивший название с п о р о г о н и и. Он сводится к следующему. Внутри ооцисты ядро (образовавшееся в результате слияния ядер гамет) трижды делится. Вокруг каждого из возникших таким путем ядер обособляется участок цитоплазмы. В каждой ооцисте получается восемь очень маленьких червеобразной формы клеток, называемых с п о р о з о и т а м и. На этой стадии ооцисты способны к заражению новых особей хозяина. Если циста с ооцистами или даже отдельная ооциста будет проглочена насекомым — хозяином данного вида грегарин, то под воздействием кишечного сока спорозоиты выходят из ооцисты. Они подвижны. В дальнейшем из каждого спорозоита развивается грегарина. Достигнув типичного для данного вида размера, грегарины вновь соединяются попарно, инцистируются, и цикл начинается снова.

[1] Большая часть известных видов грегарин относится к отряду Eugregarinida, у которых чередование полового и бесполого размножения отсутствует и имеется только половой процесс с последующей спорогонией. Но, кроме того, существуют еще два немногочисленных отряда грегарин, паразитирующих в морских кольчатых червях (полихетах) — отряд Archigregarinida и в насекомых — отряд Neogregarinida, у которых имеется и бесполое размножение — шизогония.

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 1—6

Таблица 1. Распространение паразитизма в разных группах животных.

На генеалогическом древе синим цветом изображены группы животных, целиком состоящие из паразитов, зеленым — группы, содержащие наряду со свободноживущими также и паразитические формы, красным — группы, образованные исключительно свободноживущими видами:

1 — Gregarinida;
2 — Myxosporidia;
3 — Microsporidia;
4 — Mesozoa;
5 — Cestoidea;
6 — Monogenoidea;
7 — Trematoda;
8 — Acanthocephala;
9 — Myzostomida;
10 — Pentastomida.

Таблица 2. Различные радиолярии, зарисованные с живых объектов с их естественной окраской:

1 — Acanthodesmia prismatium (отряд Nasselaria). Тонкие радиально расходящиеся псевдоподии и желтые сферические симбионты; скелет кремневый с короткими отростками;
2 — Euchitonia virchovi (отряд Spumellaria). Многочисленные тонкие псевдоподии, сетчатый трехлопастный кремневый скелет; цитоплазма окрашена в красный цвет благодаря пигменту;
3 — Auloceras arborescens (отряд Phaeodaria). Коричневая центральная капсула, зеленый феодий; кремневый скелет в форме радиально ветвящихся на концах игл и поверхностно расположенных тонких иголочек (спикул);
4 — Diplocercus fuscus (отряд Acantharia). Нитевидные псевдоподии; состоящие из сернокислого стронция радиальные иглы развиты неравномерно; зеленые симбионты зоохлореллы;
5 — Arachnocorys circumtexta (отряд Acantharia). Нитевидные псевдоподии, кремневый скелет в форме шлема с расходящимися иглами; красная центральная капсула, желтые симбионты;
6 — Tuscarilla nationalis (отряд Phaeodaria). Нитевидные псевдоподии, кремневый скелет в форме конуса с отходящими от него иглами, две центральные капсулы, темно-зеленый феодий;
7 — Lithoptera mülleri (отряд Phaeodaria). Скелет из сернокислого стронция в форме радиальных неравномерно развитых игл с сетчатыми выростами на концах, центральная капсула крестообразной формы с зелеными симбионтами зоохлореллами;
8 — Acanthomerta tetracopa (Acantharia). Немногочисленные радиальные псевдоподии; скелет состоит из сернокислого стронция, слагается из 20 радиально расположенных одинаково развитых игл; цитоплазма прикрепляется к иглам при помощи сократительных волокон. В центре ярко окрашенная центральная капсула миофрисков с зернами пигмента и зоохлореллами.

Таблица 3. Различные радиолярии (скелеты):

1 — Dorcadospyris dinoceras (отряд Nasselaria). Кремневый скелет в виде центрального шара с двумя дугами;
2 — Calocyclus monumentum (отряд Nasselaria). Кремневый скелет в форме решетчатого колокола с перетяжками и радиальными иглами; многочисленные нитевидные псевдоподии;
3 — Coronidium acacia (отряд Nasselaria). Кремневый скелет из трех взаимно пересекающихся колец с радиальными выростами;
4 — Perypanicium amphocorona (отряд Spumellaria). Кремневый скелет из вложенных друг в друга двойных сфер, соединенных радиальными иглами;
5 — Hexancistra quadricuspis (отряд Spumellaria). Кремневый скелет из вложенных друг в друга решетчатых шаров, соединенных радиальными иглами с разветвлениями на концах;
6 — Tympaniscus tropodiscus (отряд Nasselaria). Кремневый скелет из трех взаимно пересекающихся колец с радиально отходящими вторично ветвящимися иглами.

Таблица 4. Разные стадии жизненного цикла возбудителей человеческой малярии в эритроцитах крови человека (1—15) и в слюнных железах комара-переносчика Anopheles (16, 17) с препаратов, окрашенных по Гимза—Романовскому.

1—5 — возбудитель тропической малярии Plasmodium falciparum:
1 — начало роста шизонта в эритроците; в одном эритроците два мелких «кольца», в каждом из них по одному окрашенному в красный цвет ядру,
2, 3 — более крупные «кольца», одно (2) с двумя, другое (3) с одним ядром,
4 — бобовидная макрогамета,
5 — микрогаметоцит;
6—11 — возбудитель трехдневной малярии P. vivax:
6 — молодой шизонт в начале роста в форме кольца,
7 — более крупный одноядерный шизонт амебоидной формы,
8 — растущий шизонт с четырьмя ядрами,
9 — выросший шизонт, распадающийся на одноядерные мерозоиты,
10 — макрогамета,
11 — микрогаметоцит;
12—15 — возбудитель четырехдневной малярии P. malariae:
12 — растущий шизонт в форме пояска,
13 — выросший шизонт, распадающийся на одноядерные мерозоиты,
14 — макрогамета,
15 — микрогаметоцит;
16 — продольный разрез через слюнную железу комара Anopheles maculipennis; в клетках железы, обладающих крупными ядрами, расположены многочисленные веретеновидные спорозоиты, часть их вышла в проток железы;
17 — мазок слюнной железы комара Anopheles superpictus, зараженного малярийным плазмодием; в центре крупная клетка железы с ядром, вокруг нее многочисленные веретеновидные одноядерные спорозоиты.

Таблица 5. Губки.

Известковые:

1 — Clathrina primordialis;
2 — Clathrina blanca;
3 — Leucosolenia botryoides;
4 — Leuconia aspera;
5, 6 — Clathrina primordialis;
7 — Grantia mirabilis.

Стеклянные, или шестилучевые

8 — Pheronema giganteum;
9 — Farrea haeckeli;
10 — корзинка Венеры (Euplectella aspergillum);
11 — Monorhaphis chuni (часть);
12 — губка Росса (Rossella);
13 — губка гиалонема (Hyalonema sieboldi).

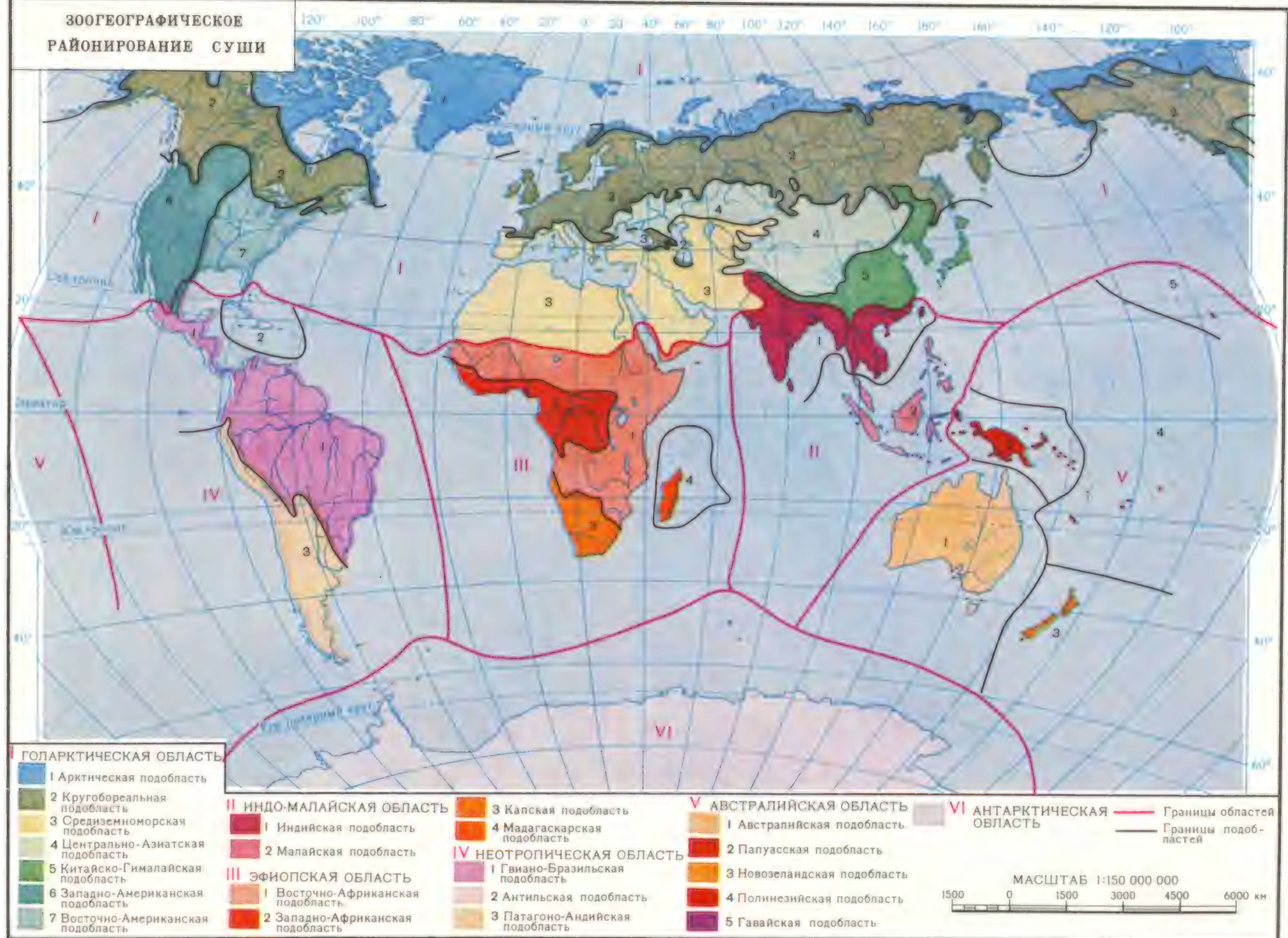
Таблица 6. Губки.

Четырехлучевые:

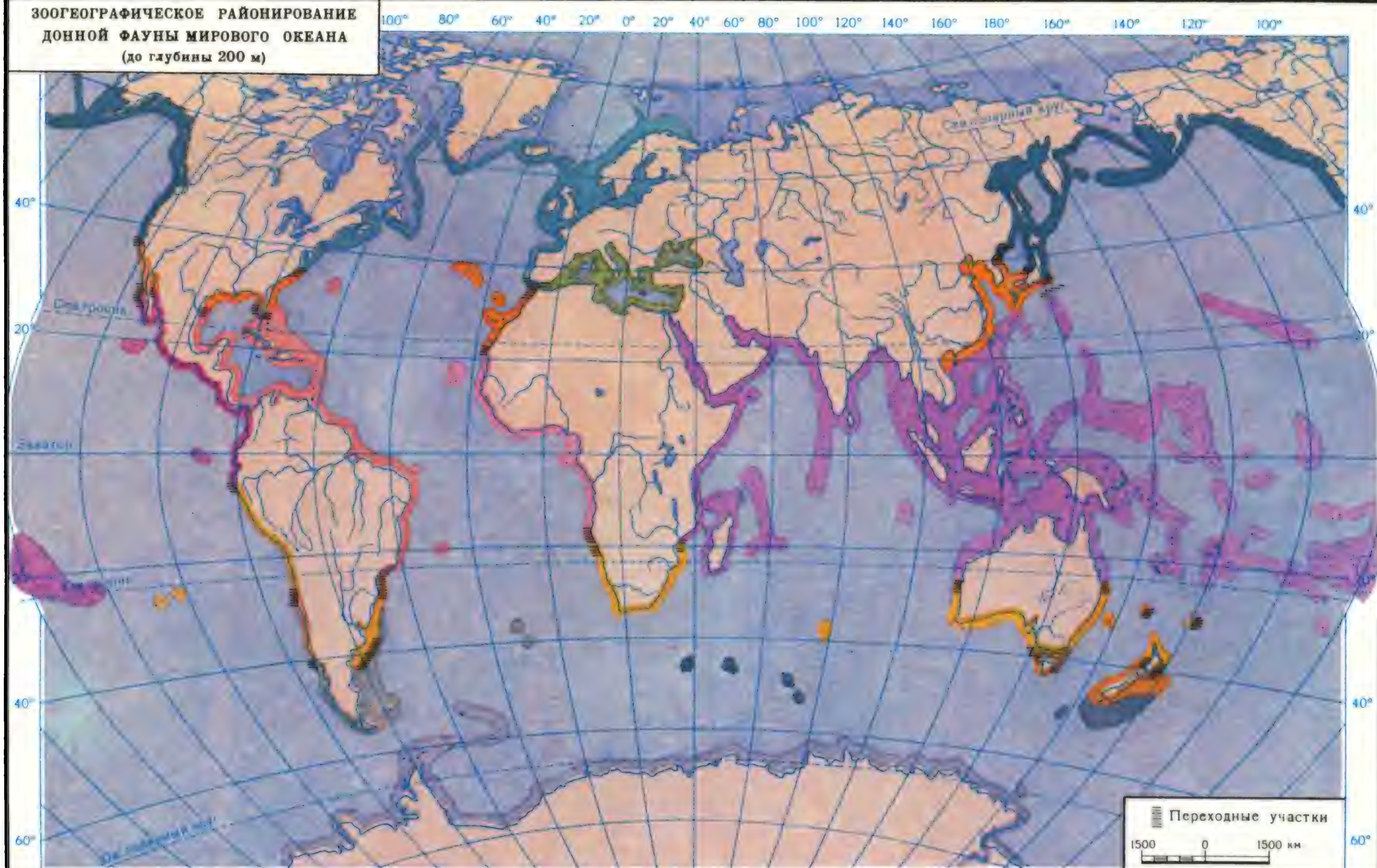
1 — Polymastia corticata;
2 — Tetilla cranium;
3 — геодия (Geodia macandrewii);
4 — Disyringa dissimilis;
5 — чаша Нептуна (Poterion neptuni).

Кремнероговые:

6 — байкальская губка (Lubomirskia baikalensis);
7 — губка морской каравай (Halichondria panicea);
8 — Phakellia cribrosa;
9 — роговая губка (Hircinia variabilis).



ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ
I ГОЛАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ
1 Арктическая подобласть
2 Кругобореальная подобласть
3 Средиземноморская подобласть
4 Центрально-Азиатская подобласть
5 Китайско-Гималайская подобласть
6 Западно-Американская подобласть
7 Восточно-Американская подобласть
II ИНДО-МАЛАЙСКАЯ ОБЛАСТЬ
1 Индийская подобласть
2 Малайская подобласть
III ЭФИОПСКАЯ ОБЛАСТЬ
1 Восточно-Африканская подобласть
2 Западно-Африканская подобласть
3 Капская подобласть
4 Мадагаскарская подобласть
IV НЕОТРОПИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ
1 Гвиано-Бразильская подобласть
2 Антильская подобласть
3 Патагоно-Андийская подобласть
V АВСТРАЛИЙСКАЯ ОБЛАСТЬ
1 Австралийская подобласть
2 Папуасская подобласть
3 Новозеландская подобласть
4 Полинезийская подобласть
5 Гавайская подобласть
VI АНТАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ
Границы областей
Границы подобластей
МАСШТАБ 1:150 000 000
1500 0 1500 3000 4500 6000 км



АРКТИЧЕСКАЯ ЗОНА

1 Арктическая область

БОРЕАЛЬНАЯ ЗОНА

2 Атлантическая бореальная область

3 Тихоокеанская бореальная область

4 Средиземноморская провинция (переходная между бореальной зоной и северной субтропической зоной)

5 СЕВЕРНАЯ СУБТРОПИЧЕСКАЯ ЗОНА

ТРОПИЧЕСКАЯ ЗОНА

6 Западно-Атлантическая область

7 Восточно-Атлантическая область

8 Индо-Вестпацифическая область

9 Восточно-Тихоокеанская область

10 ЮЖНАЯ СУБТРОПИЧЕСКАЯ ЗОНА

11, 12 Переходные провинции между южной субтропической зоной и нотальной зоной

НОТАЛЬНАЯ ЗОНА

13 Магелланова нотальная область

14 Кергеленская нотальная область

АНТАРКТИЧЕСКАЯ ЗОНА

15 Антарктическая область

Т а б л и ц а 1. Распространение паразитизма в разных группах животных

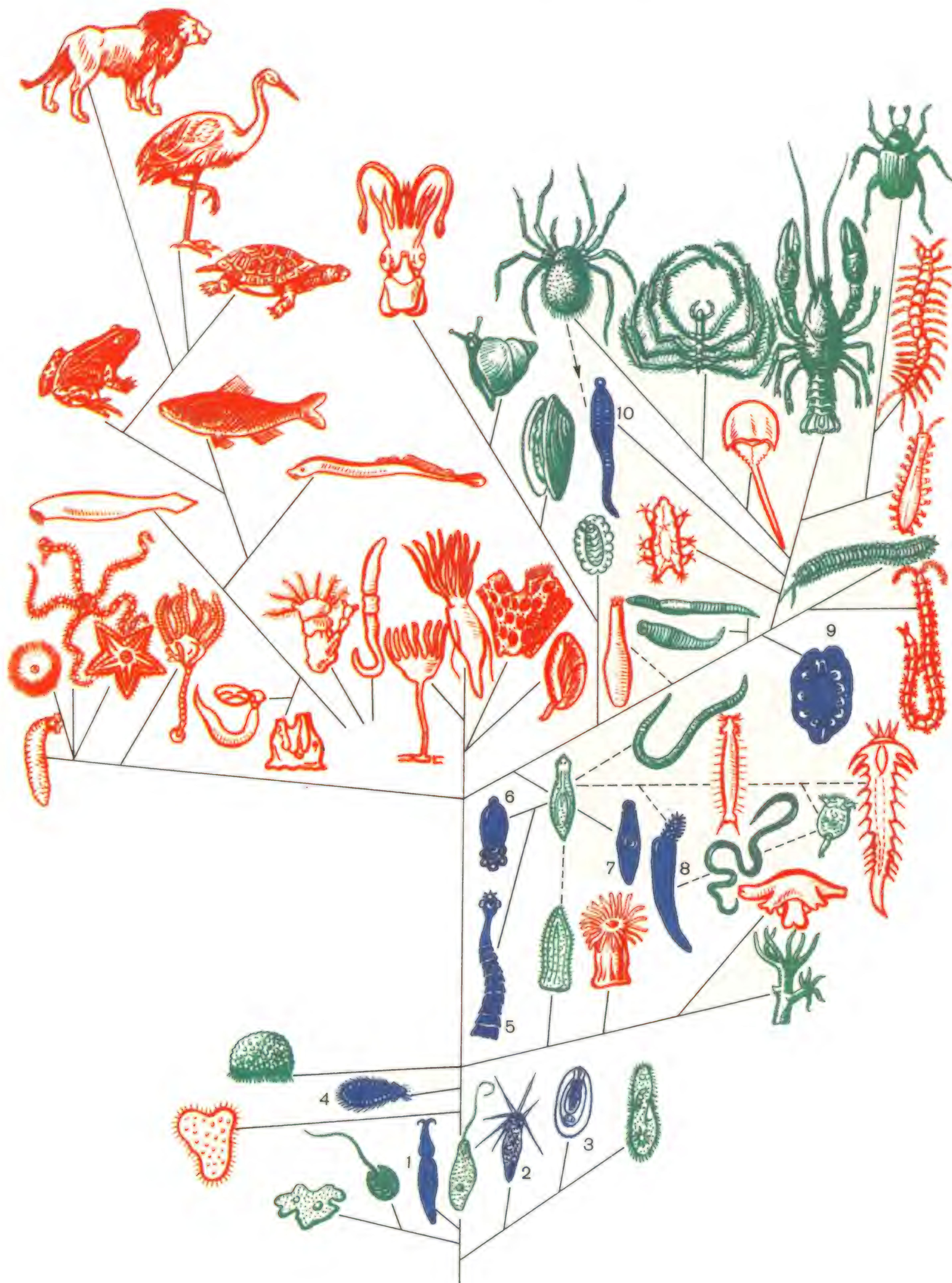
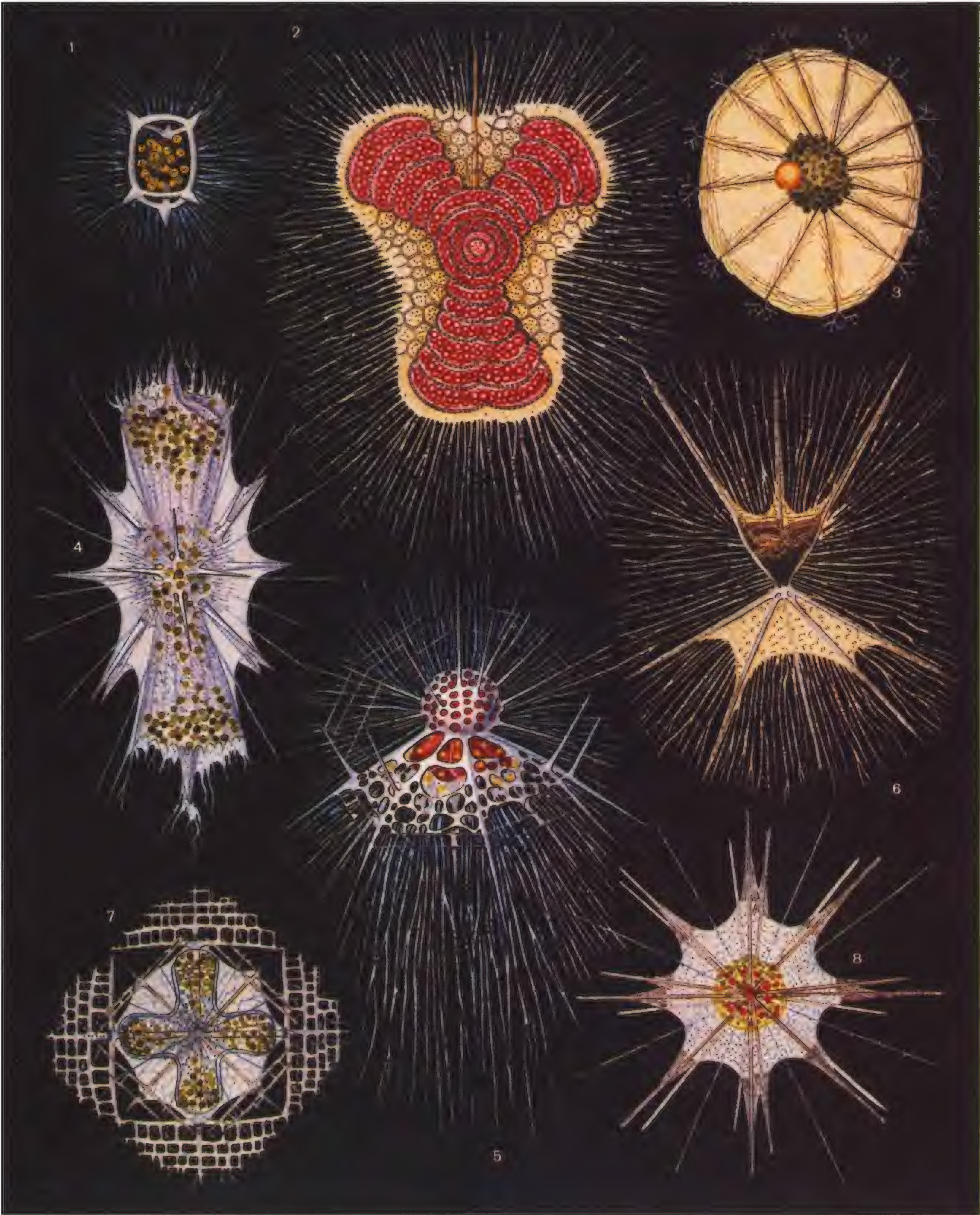
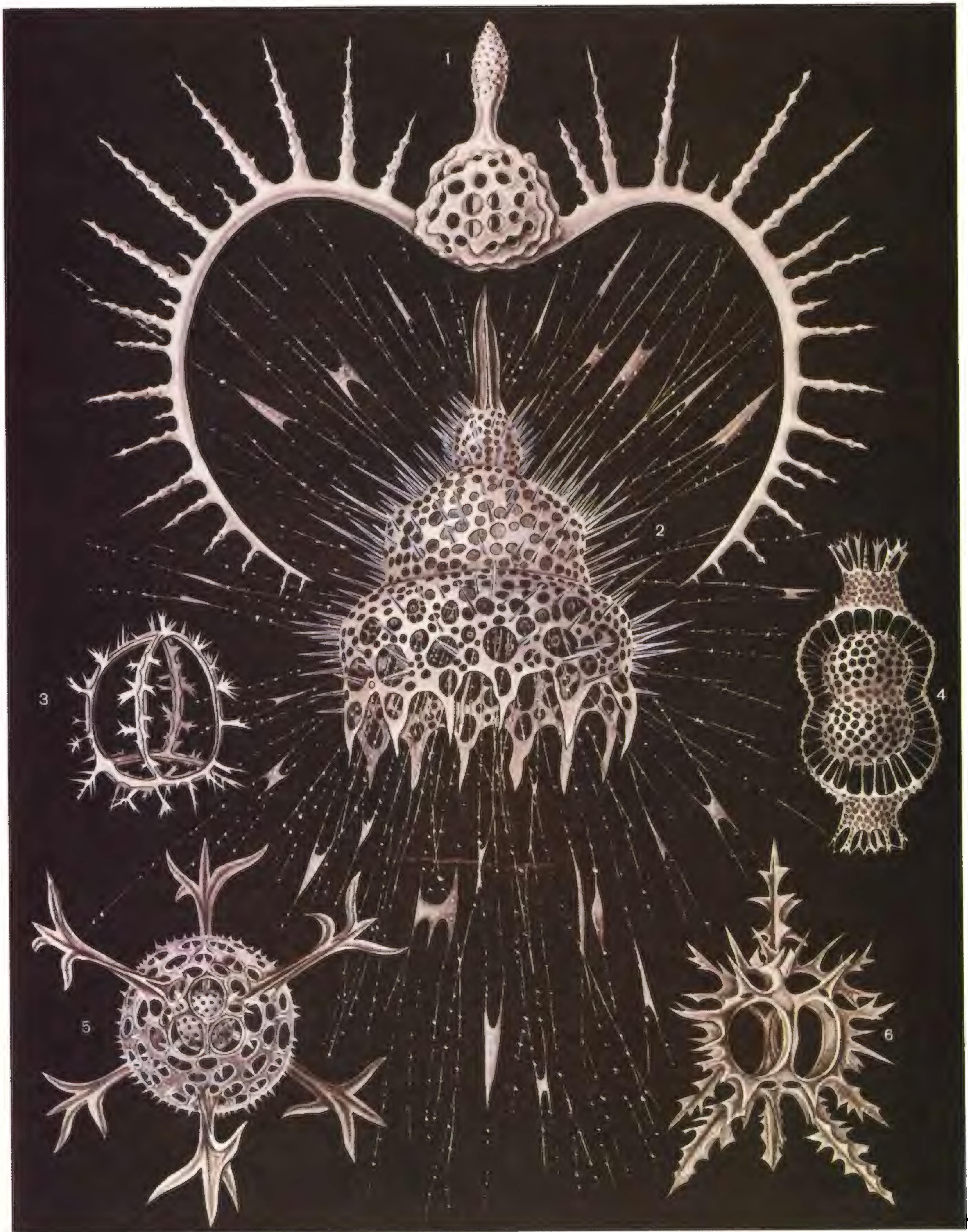


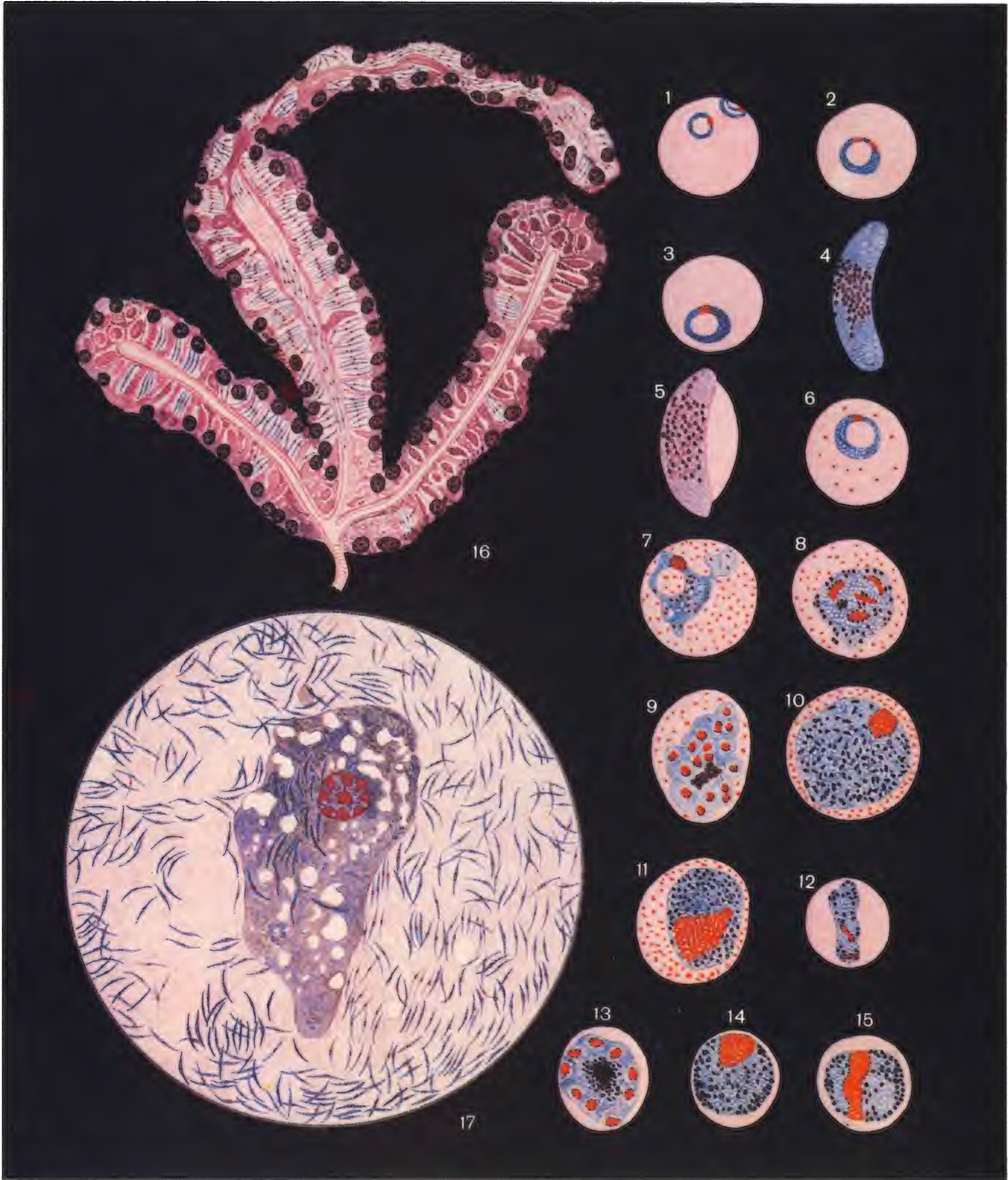
Таблица 2. Различные радиолярии, зарисованные с живых объектов с их естественной окраской

Таблица 3. Различные радиолярии (скелеты) ▶





1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13


1
2
3
4
5
6
7
8
9

Таким образом, рассмотренный выше цикл развития грегарин можно отчетливо разделить на три этапа: рост и развитие взрослой грегарины; образование гамет; оплодотворение. Последним этапом цикла является с п о р о г о н и я — развитие зиготы (ооцисты) и формирование спорозоитов.

ОТРЯД КОКЦИДИИ (COCCIDIA)

Так же как и грегарины, *кокцидии* представляют собой обширную группу паразитических простейших, включающую свыше 400 видов. Паразитируют они в самых различных группах беспозвоночных и позвоночных животных: кольчатых червях, моллюсках, членистоногих, позвоночных. Для кокцидий характерен внутриклеточный паразитизм в различных органах и тканях.

Размножение — эндогенная часть цикла. Жизненный цикл кокцидии слагается (за единичными исключениями) из закономерного чередования бесполого размножения, полового процесса и спорогонии. У одних видов спорогония совершается вне организма хозяина, в наружной среде; у других, при наличии смены хозяев, бесполое размножение и спорогония происходят в организме разных хозяев.

Типичный кокцидийный жизненный цикл рассмотрим на примере представителей рода *эймерия* (Eimeria). В кроликах паразитирует несколько видов эймерий. Большая часть их — паразиты кишечника, один вид локализуется в печени. Эймерии — кокцидии, развитие которых не сопровождается сменой хозяев. В их жизненном цикле имеется два основных этапа. Первый этап цикла протекает в кишечнике кролика. Это эндогенная часть цикла. Второй этап проходит вне тела хозяина, во внешней среде — экзогенная часть цикла.

Eimeria magna — один из наиболее широко распространенных видов кокцидий кролика. На рисунке 58 схематически представлены основные этапы жизненного цикла этого паразита.

Начнем рассмотрение жизненного цикла Eimeria magna с момента, когда паразит проникает в кишечник хозяина. Первой стадией эндогенной части цикла является с п о р о з о и т, выходящий из заглоченной кроликом ооцисты (строение и развитие ооцист будет рассмотрено ниже). Спорозоиты — это очень маленькие клетки (длиной около 8 мкм, шириной 2—3 мкм), веретеновидной формы с одним ядром.

Спорозоиты, так же как и другие расселительные стадии кокцидий — мерозоиты (см. ниже), несмотря на небольшие размеры, имеют сложную структуру. На рисунке 59 изображена составленная на основе электронно-микроскопических исследований обобщенная картина строения зоита.

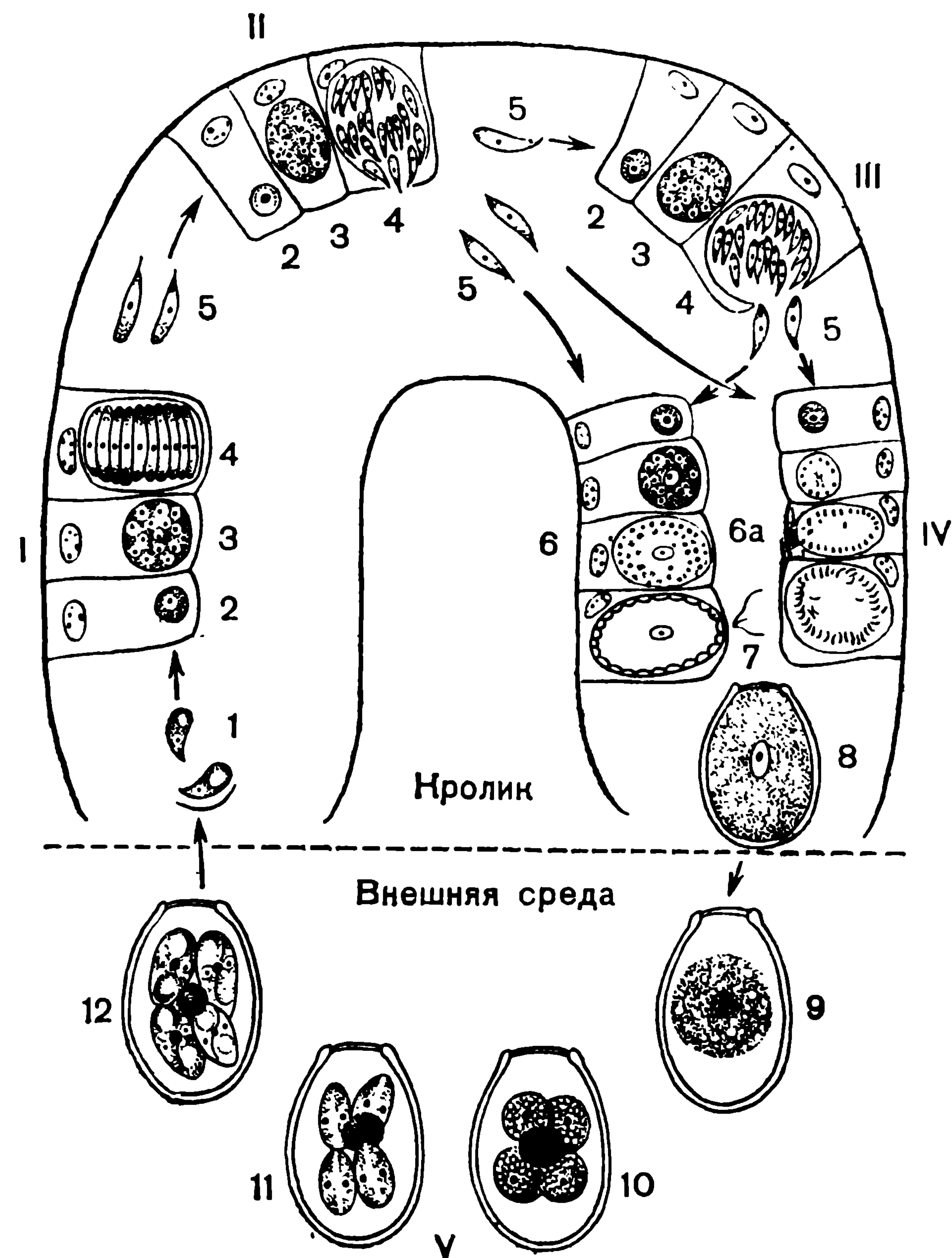


Рис. 58. Цикл развития кокцидии Eimeria magna:

I — первое поколение шизонтов; *II* — второе поколение шизонтов; *III* — третье поколение шизонтов; *IV* — гаметогония; *V* — спорогония; *1* — спорозоиты; *2* — молодой шизонт; *3* — растущий шизонт с многими ядрами; *4* — шизонт, распавшийся на мерозоиты; *5* — мерозоиты; *6* — развитие макрогаметы; *6, а* — развитие микрогамет; *7* — микрогамета; *8* — ооциста; *9* — ооциста, вышедшая из кишечника кролика; *10* — ооциста с четырьмя споробластами и остаточным телом; *11* — развитие спор; *12* — ооциста с четырьмя зрелыми спорами (в каждой споре по два спорозойта).

От окружающей среды тело зоита отграничено трехмембранной пелликулой. Наружная мембрана непрерывна. Две внутренние мембраны на переднем и заднем концах прерываются. Здесь располагаются так называемые п о л я р н ы е к о л ь ц а. На самом переднем конце зоита располагается к о н о и д — особый органоид, представляющий собой полый конус, слагающийся из спиральных фибриллярных компонентов. Считают, что коноид способствует проникновению зоита в клетку хозяина. Под пелликулой вдоль зоита проходят многочисленные микротрубочки, выполняющие, вероятно, опорно-двигательную функцию. Характерная черта организации зоита — особые органеллы р о п т р и и (рис. 59). Это плотные, сужающиеся к переднему концу структуры, открывающиеся, по-видимому, наружу в области коноида. Предполагают, что роптрии — это своеобразные внутриклеточные «железы проникновения», выделяющие протеолитические вещества, способствующие проникновению

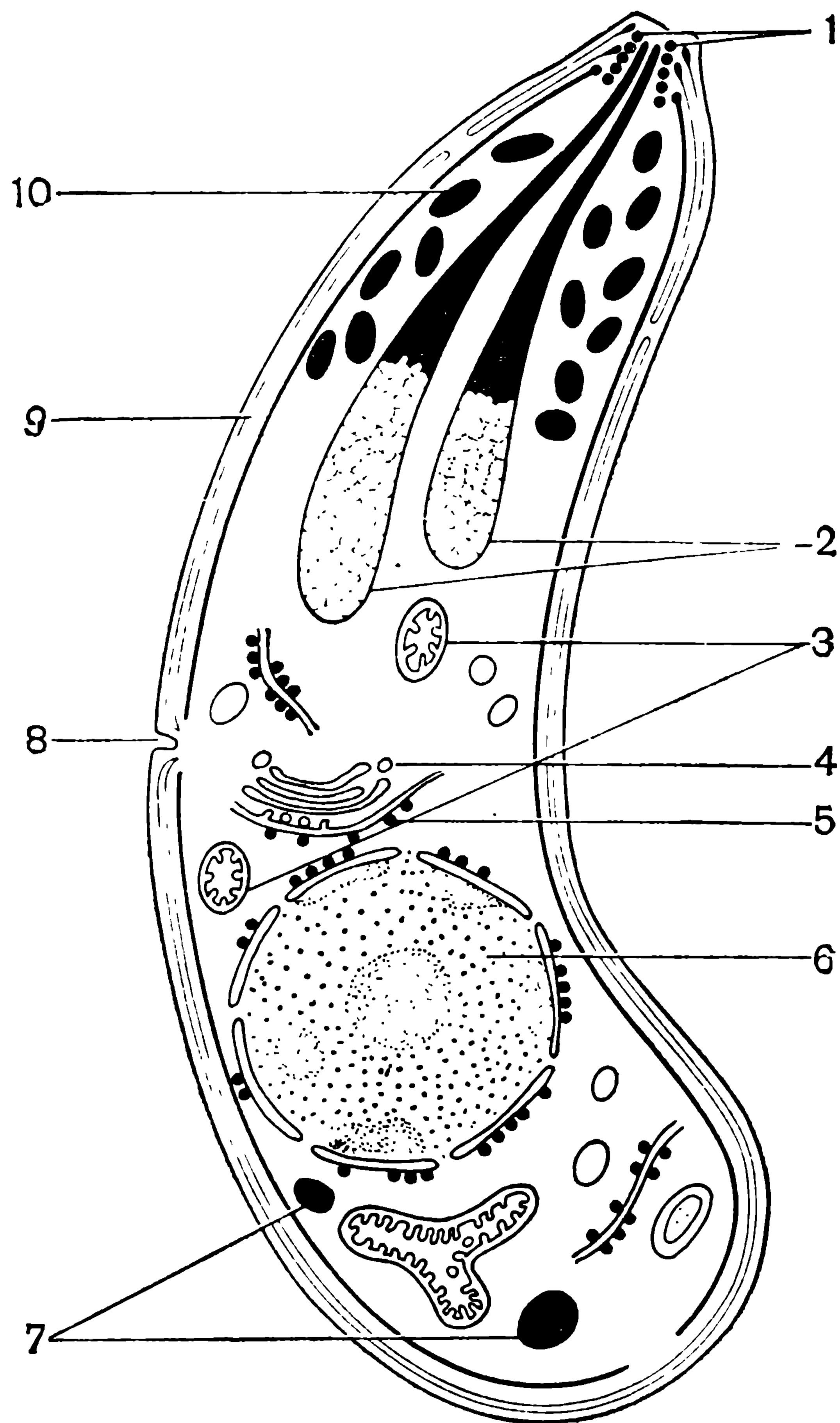


Рис. 59. Ультраструктура зоита кокцидии (схематизировано):

1 — коноид; *2* — роптрии; *3* — митохондрии; *4* — аппарат Гольджи; *5* — эндоплазматическая сеть (ретикулум); *6* — ядро; *7* — жировые включения; *8* — микропора; *9* — трехслойная мембрана; *10* — микронемы.

зоита в клетку хозяина. Зоит имеет еще несколько микропор, образующихся благодаря втягиванию наружной мембраны в толщу цитоплазмы. Считают, что микропоры выполняют функции ц и т о с т о м а — «клеточного рта», через который поступает пища. Кроме перечисленных специальных органоидов у зоитов имеются клеточное ядро и основные общие всем эукариотическим клеткам органоиды — митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть с рибосомами (рис. 59).

За внедрением кокцидии в клетку хозяина следует активный рост — паразит увеличивается в массе. На этой стадии развития паразит носит название ш и з о н т а, в соответствии с тем способом размножения, к которому он приступает.

По мере роста паразита начинается деление ядра, благодаря чему шизонт становится многоядерным. Число ядер варьирует в широких пределах — от 8 до 60. Растущий шизонт разрушает эпителиальную клетку и постепенно перемещается в субэпителиальный слой соединительной ткани. Развитие шизонта завершается бесполым размножением. Вокруг каждого из ядер обособляется участок цитоплазмы, в результате чего весь шизонт распадается на одноядерные мелкие клетки, каждая из которых имеет веретеновидную форму. На этом заканчивается процесс бесполого размножения шизонта (рис. 60). Такое размножение носит название множественного деления или шизогонии. Весь процесс от момента внедрения спорозоита в эпителиальную клетку до завершения шизогонии занимает 80—96 ч. Одноядерные веретеновидные клетки, образовавшиеся в результате шизогонии, называют м е р о з о и т а м и.

Мерозоиты вновь внедряются в эпителиальные клетки кишечника и дают начало второму поколению шизонтов. Процесс развития шизонтов второго поколения занимает несколько больше времени, чем первого, — 110 — 132 ч.

Часть мерозоитов от второго поколения дает начало третьему поколению шизонтов. Образующиеся в результате его мерозоиты, так же как и часть мерозоитов второго поколения, не образуют шизонтов. Внедряясь в эпителиальные клетки, они дают начало гаметам. Гаметы кокцидий резко дифференцированы на мужские м и к р о г а м е т ы и женские м а к р о г а м е т ы. Образование тех и других из мерозоитов протекает различно.

Стадии развития кокцидий, дающие начало микрогаметам, называют м и к р о г а м е т о ц и т а м и. При развитии их, сопровождающемся энергичным ростом, деление ядер начинается на самых ранних стадиях роста, оно совершается гораздо чаще, чем при шизогонии (рис. 61). В результате в цитоплазме располагается несколько сот мелких ядер. Микрогаметы образуются путем вытягивания отдельных ядер. Тело их почти целиком состоит из веретеновидно вытянутого ядра с очень тонким периферическим слоем цитоплазмы. На переднем конце зрелой гаметы имеются два жгута. Длина их очень мала — 4—3 мкм. Гаметы подвижны. Большая часть цитоплазмы микрогаметоцита не идет на образование гамет, а остается неиспользованной в виде большого так называемого остаточного тела.

Совсем иначе осуществляется развитие женских половых клеток — макрогамет (рис. 62). Происходит рост цитоплазмы, не сопровождающийся делением ядра, размеры которого увеличиваются. Ядро приобретает пузыревидное строение, в центре его расположено крупное ядрышко. В цитоплазме по мере роста происходит накопление большого количества гранул. Макрогаметы сначала имеют сферическую форму, к концу развития они становятся овальными. Часть гранул цитоплазмы приближается к поверхности и располагается периферически в один слой. За счет этих гранул в конце развития макрогаметы образуется

оболочка. На одном из полюсов макрогаметы в оболочке остается отверстие (микропиле), через которое проникают микрогаметы.

Следующий важный этап развития кокцидий — это процесс оплодотворения. Подвижные микрогаметы приближаются вплотную к макрогаметам. Одна микрогамета проникает через микропиле в макрогамету, причем ядра гамет сливаются, образуя характерную веретеновидную фигуру. В момент оплодотворения формируется вторая (внутренняя) оболочка, микропиле закрывается особой слизистой пробкой и зигота попадает в просвет кишечника. Обладающая двумя оболочками зигота получает название ооцисты.

На этом заканчивается эндогенная часть цикла, так как в кишечнике в отсутствие кислорода ооцисты эймерий кролика дальше развиваться не могут.

Размножение — экзогенная часть цикла. Экзогенная часть цикла сводится к процессу спорогонии и осуществляется вне тела хозяина. Из кишечника наружу ооцисты выходят вместе с фекальными массами. Только что вышедшие из кишечника ооцисты имеют овальную форму (рис. 58). Все протоплазматическое содержимое отделено от оболочки и занимает центральную часть ооцисты. Споруляция сводится к тому, что после двукратного деления ядра протоплазматическое содержимое ооцисты распадается на четыре одноядерных споробласта. Каждый из них выделяет оболочку, превращаясь в спору (спороцисту). Обычно не все цитоплазматическое содержимое ооцисты идет на образование споробластов, часть его остается неиспользованной в виде остаточного тела.

В каждой споре ядро делится еще один раз, и образуются два червеобразных одноядерных спорозоита. На этом процесс спорообразования заканчивается. Размеры зрелых ооцист Eimeria magna: длина 25—40 мкм, ширина 18—30 мкм.

Таким образом, зрелая, способная к заражению ооциста содержит четыре спороцисты с двумя спорозоитами каждая.

При попадании зрелой ооцисты в кишечник кролика под воздействием кишечного сока пробка ооцисты разрушается, спорозоиты выходят из оболочки спор и проникают в клетки эпителия кишечника, начиная новую, эндогенную, часть цикла.

Таким образом, в рассмотренном выше жизненном цикле кокцидий эймерий следует различать три основных этапа, из которых два первых относятся к эндогенной, а третий — к экзогенной части цикла.

Цикл начинается с нескольких поколений бесполого размножения — шизогонии. Это первый этап. Биологическое значение его очевидно: это увеличение числа особей паразита в данном экземпляре хозяина. Благодаря шизогонии количество паразитов возрастает в огромной степени. У кролика, проглотившего даже небольшое количество ооцист, вследствие шизогонии через короткий срок в кишечнике окажется огромное количество паразитов.

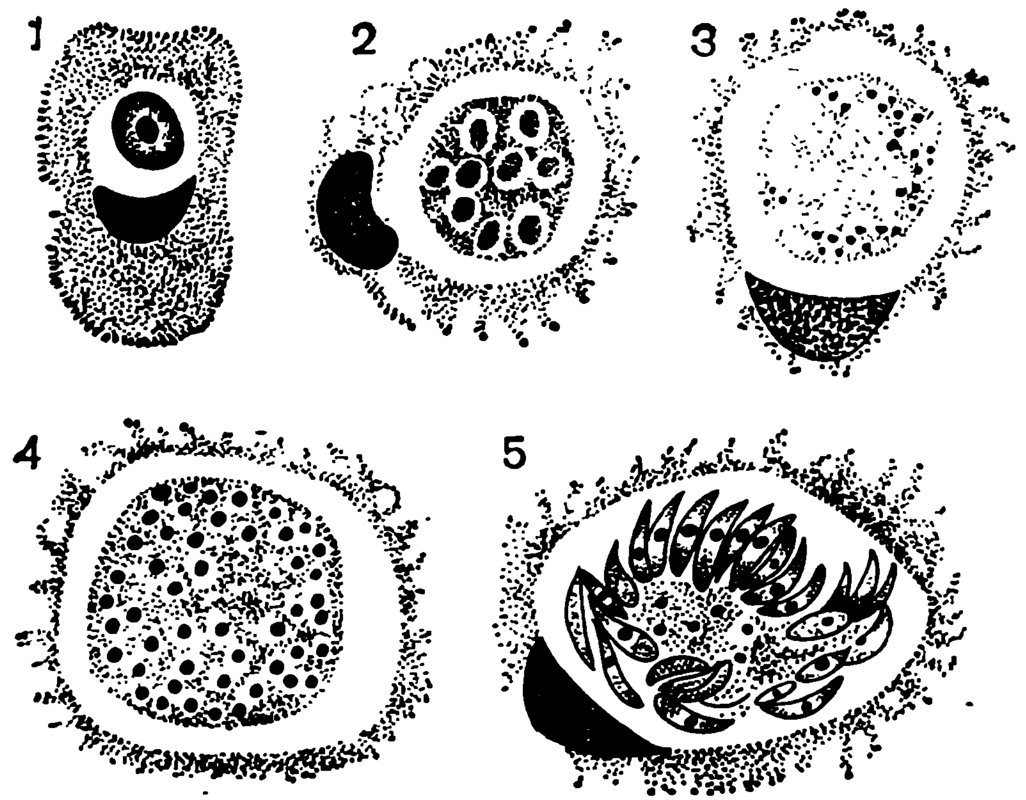


Рис. 60. Рост шизонта и шизогония кокцидий Eimeria magna:

1 — молодой шизонт, ядро еще не приступило к делению; *2—4* — увеличение числа ядер путем деления и рост шизонта; *5* — распад шизонта на мерозоиты.

Второй этап — образование половых клеток и оплодотворение. Он завершается формированием тех стадий жизненного цикла паразита (в данном случае ооцист), при помощи которых паразит распространяется на новые особи хозяина, т. е. вид расселяется.

Третий этап — спорогония. Он приводит к тому, что «расселительные» стадии жизненного цикла становятся способными к инвазированию (заражению) хозяина. Зрелые ооцисты кокцидий обладают большой стойкостью к действию различных неблагоприятных факторов среды, что очень затрудняет борьбу с ними.

Специфичность кокцидий. Кокцидии — паразиты с очень узкой специфичностью. Почти все виды их строго приурочены к одному виду хозяина и не могут паразитировать даже в близких видах. Например, кокцидии кролика не могут заражать зайцев, а кокцидии зайцев — развиваться в кроликах. В пределах организма хозяина кокцидии локализуются в строго определенных органах и даже частях органов. Например, Е. М. Хейсин доказал, что у кролика разные виды кокцидий локализуются в строго определенных отделах кишечника.

Следует отметить, что большинство кокцидиозов (заболеваний, вызываемых кокцидиями) поражает молодых птиц и млекопитающих, это главным образом «детские болезни», хотя и взрослые животные могут заражаться кокцидиями. Ряд видов кокцидий (Eimeria tenella, E. praecox и др.) поражает кур (преимущественно цыплят), вызывая нередко гибель молодняка. Круп-

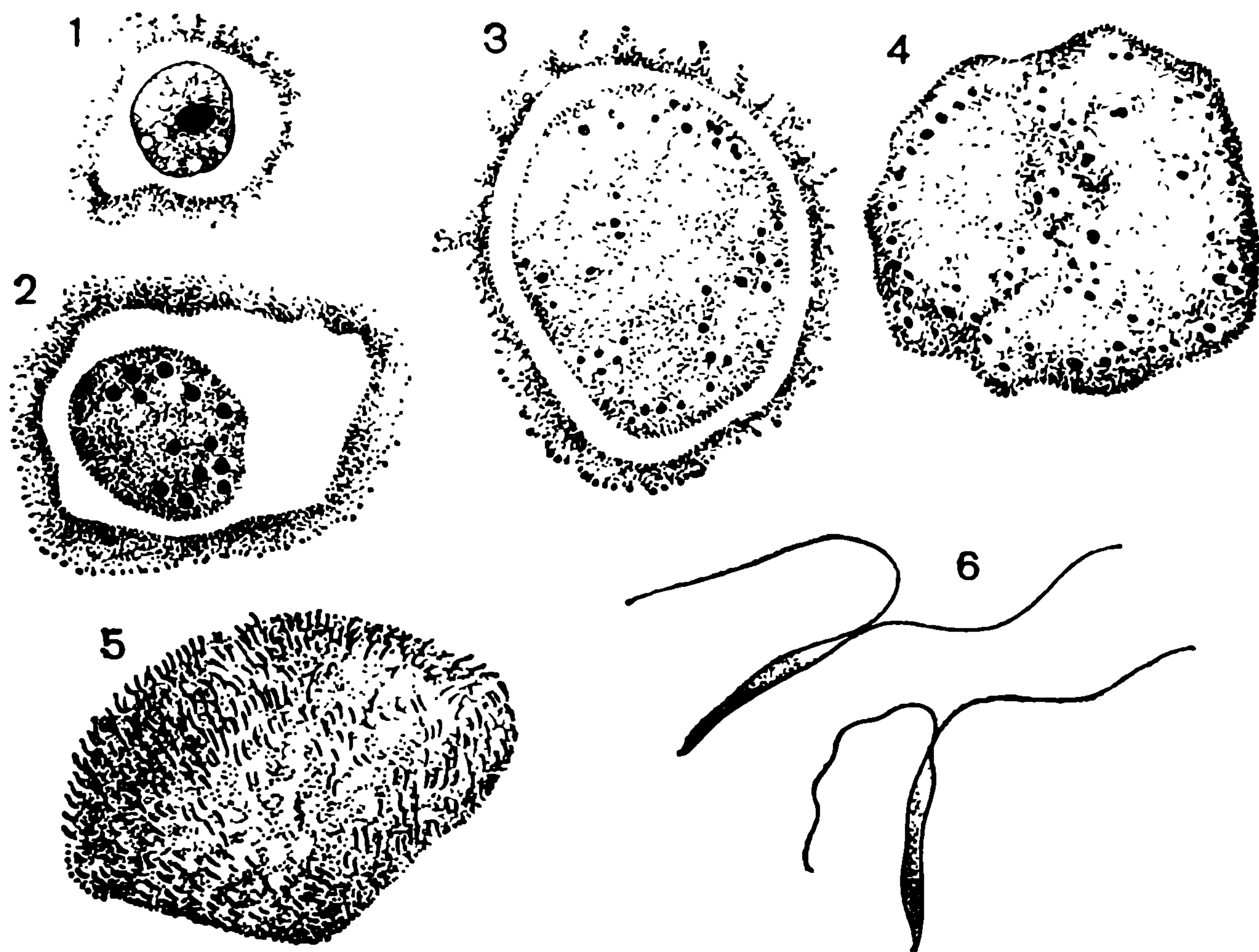


Рис. 61. Развитие микрогамет Eimeria magna:

1 — молодой микрогаметоцит с неразделившимся ядром; 2—4 — стадии роста микрогаметоцита, сопровождающиеся делением ядер; 5 — формирование микрогамет; 6 — микрогаметы, каждая снабженная двумя жгутиками.

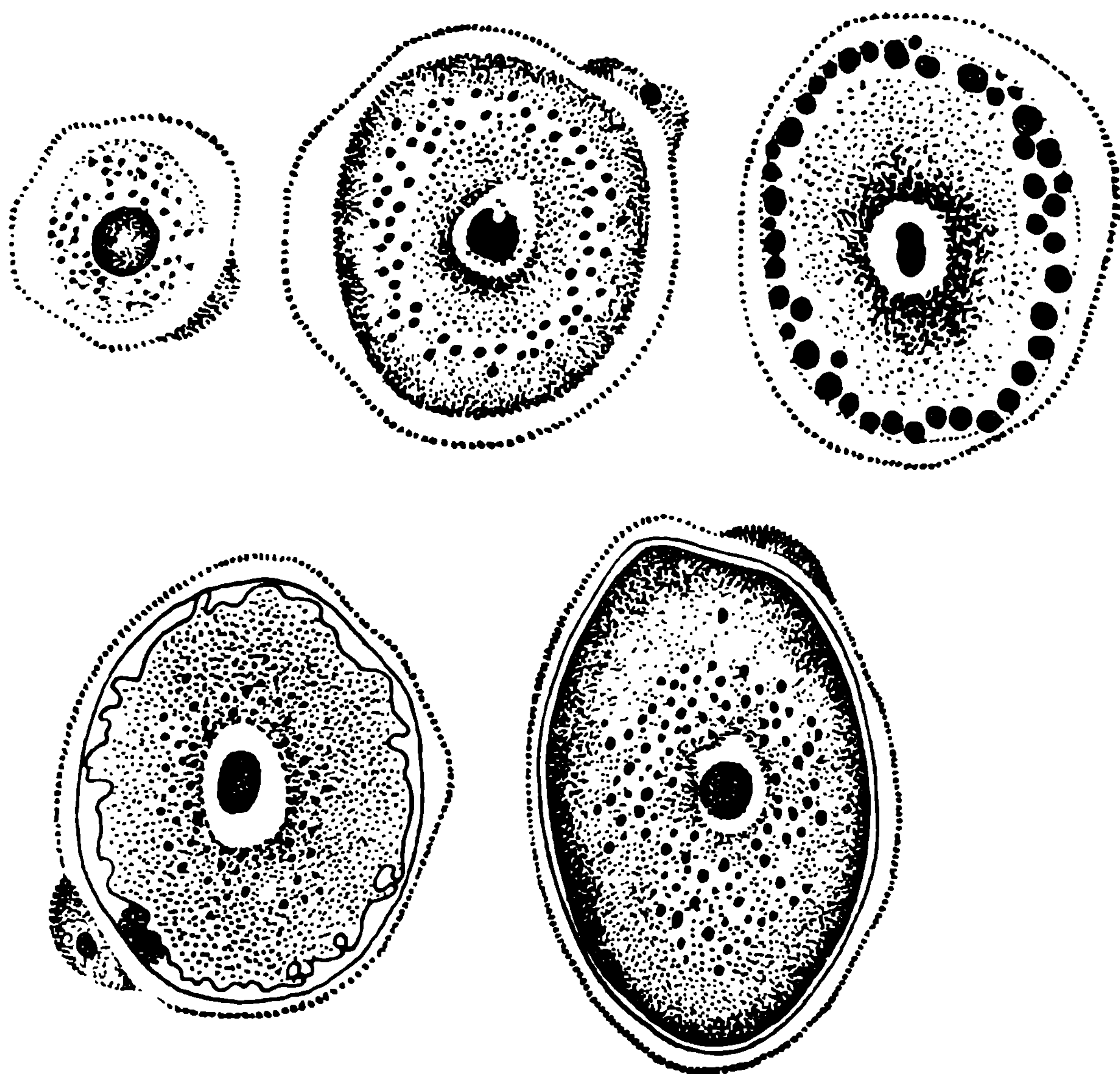


Рис. 62. Последовательные стадии роста и формирования макрогаметы Eimeria magna.

ный рогатый скот также страдает от кокцидий (Eimeria zurni, E. smithi, Isospora aksaica), причем заболевает преимущественно молодняк.

В рыбоводных хозяйствах (особенно на Украине) кокцидиозы неоднократно поражали карпов (Eimeria cyprini), что также часто приводило к гибели рыб.

Борьба с кокцидиозами — важная задача животноводства и ветеринарии. Она строится главным образом на профилактических мероприятиях, направленных на предохранение животных от заражения.

К кокцидиям относится также Toxoplasma gondii — возбудитель токсоплазмоза — тяжелого заболевания человека. Этот возбудитель представляет собой типичную кокцидию. В отличие от видов рода Eimeria, у Toxoplasma gondii два хозяина. Шизогония, развитие гамет, половой процесс и образование ооцист протекают в кишечнике хищных млекопитающих, относящихся к семейству кошачьих (чаще всего это кошка). Вторым хозяином Toxoplasma служат многочисленные виды млекопитающих, в том числе и человек. В данном случае имеет место широкая специфичность паразита в отношении хозяина (рис. 63). Заключенные в спорах спорозоиты Toxoplasma, если будут проглочены промежуточным хозяином, проникают в самые различные внутренние органы, в том числе в мозг. Происходит энергичное размножение паразита бесполым путем (делением). Если лежащие в цисте одноклеточные паразиты — цистозоиты попадут в кишечник кошки (например, в случае, если кошка съест мышь, зараженную токсоплазмами), то они внедрятся в эпителий кишечника и проделают весь характерный для кокцидий цикл. Человек может заразиться токсоплазмозом от кошек, имеющих в кишечнике ооцисты и выделяющих их наружу. Источником заражения может быть также мясо животных, зараженных токсоплазмой.

ОТРЯД КРОВЯНЫЕ СПОРОВИКИ (HAEMOSPORIDIA)

Кровяные споровики, как показывает и само название отряда, приспособились к паразитированию в крови позвоночных животных, главным образом млекопитающих и птиц. Они являются внутриклеточными паразитами. Место локализации паразитов — кровяные клетки. Число видов кровяных споровиков свыше 100.

Кровяные споровики имеют очень большое практическое значение для медицины, так как к этому отряду относится возбудитель тяжелого заболевания человека — малярии. Существует четыре вида рода Plasmodium, вызывающие малярию (P. vivax, P. malaria, P. falciparum, P. ovale [1]). Клиническая картина болезни, вызываемой разными видами паразита, несколько различна. О некоторых из этих различий будет сказано ниже. Жизненный цикл всех четырех видов протекает сходно, что позволяет рассмотреть его для всего рода Plasmodium.

Жизненные циклы кокцидий и кровяных споровиков очень сходны. Они слагаются из тех же

[1] Первые три вида распространены широко, P. ovale встречается редко — в тропическом поясе Африки и Азии.

основных этапов: смены шизогонии, развития гамет, оплодотворения и спорогонии. В отличие от кокцидий здесь совершенно отсутствуют экзогенные стадии, половая и бесполая части цикла распределяются между двумя хозяевами, из которых один является позвоночным (бесполая часть цикла), а другой — беспозвоночным, обычно насекомым (половая часть цикла и спорогония). В этих условиях защитные оболочки ооцист и спор, столь характерные для кокцидий, лишены биологического значения и в процессе эволюции исчезают.

Человек является для Plasmodium хозяином, в котором протекают стадии бесполого размножения (шизогония). Половой процесс и спорогония осуществляются в переносчике, каким для возбудителей малярии служат виды комаров, относящиеся к роду *анофелес* (Anopheles).

Обратимся к рассмотрению жизненного цикла Plasmodium и начнем его с той же стадии спорозоита, как мы это делали выше для кокцидий (рис. 64, цв. табл. 4). Спорозоит проникает в кровь человека при укусе зараженным комаром. Он представляет собой очень маленькую одноядерную веретеновидно вытянутую клетку длиной 10—15 мкм при ширине всего в 1 мкм. С током крови спорозоиты разносятся по телу человека и попадают в печень. Здесь они активно внедряются в клетки печени и превращаются в шизонтов, достигающих значительной величины. Каждый шизонт распадается в процессе шизогонии на большое количество мерозоитов, которые могут вновь внедряться в клетки печени.

После одного или большего числа бесполых поколений в печени шизонты дают мерозоитов, судьба которых оказывается иной. Они внедряются не в печеночные клетки, а в эритроциты крови, где дают начало шизонтам гораздо меньших размеров, чем шизонты, развивающиеся в печени. Начинается период шизогонии в кровяном русле. Число мерозоитов, на которые распадаются шизонты крови, относительно невелико, обычно 8—16.

Шизонты на ранних стадиях развития имеют характерную форму колечка благодаря тому, что центр их тела занят большой вакуолей (цв. табл. 4). По мере роста шизонта вакуоля исчезает и он приобретает форму маленькой амебы. Наблюдения за живыми паразитами показали, что шизонтам свойственно довольно активное амебоидное движение внутри красного кровяного тельца. Мерозоиты, получающиеся в результате размножения шизонта, представляют собой мелкие клетки овальной формы диаметром около 2 мкм. По завершении шизогонии оболочка эритроцита лопается и мерозоиты оказываются плавающими в плазме крови. По мере роста шизонт поглощает содержимое эритроцита. Красный пигмент крови (гемоглобин) при этом изменяется химически и превращается в темно-коричневый, почти черный меланин, откладывающийся в цитоплазме паразита в виде мелких зерен. В момент шизогонии пигмент выбрасывается из тела паразита и остается в крови в виде остаточного тела.

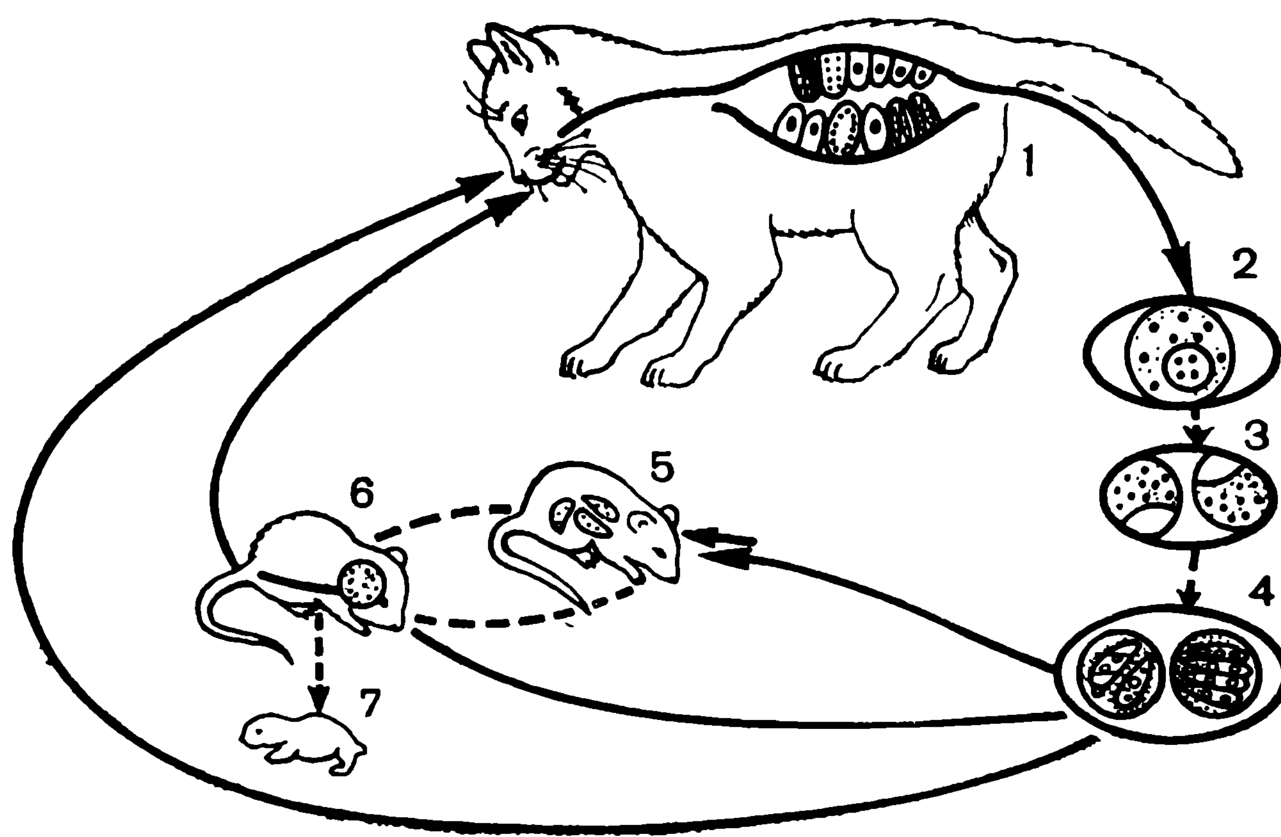
Шизогония в крови осуществляется с большой правильностью в отношении времени роста и размножения шизонта. У видов Plasmodium vivax, P. falciparum, P. ovale шизогония происходит каждые 48 ч, у P. malaria — каждые 72 ч. С моментом завершения шизогонии связаны характерные клинические явления: повышение температуры до 40°С и выше, озноб. Эти явления обусловлены тем, что при разрушении эритроцитов в кровь поступают токсические вещества — результат жизнедеятельности паразита, которые в период роста шизонта были изолированы оболочкой эритроцита.

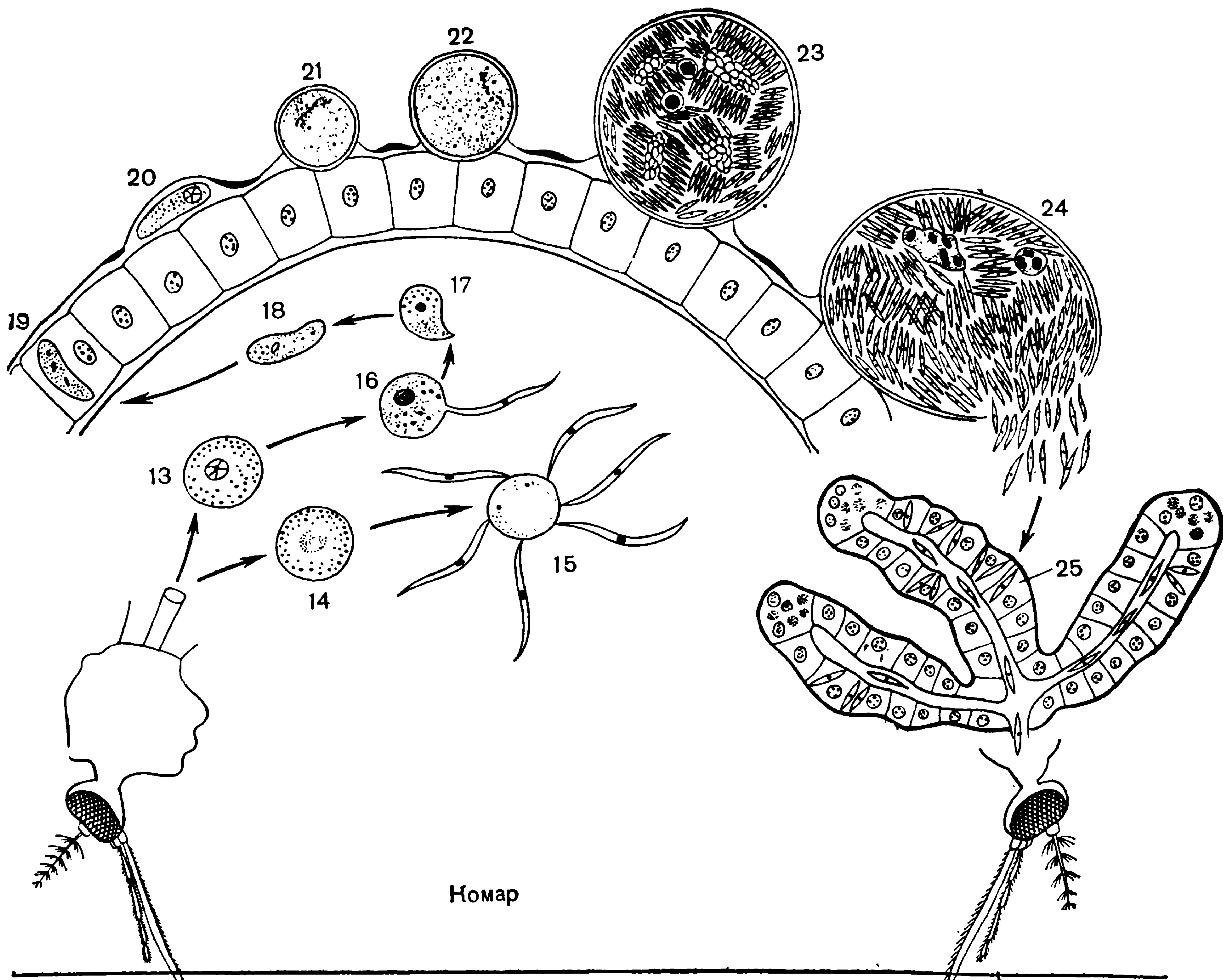
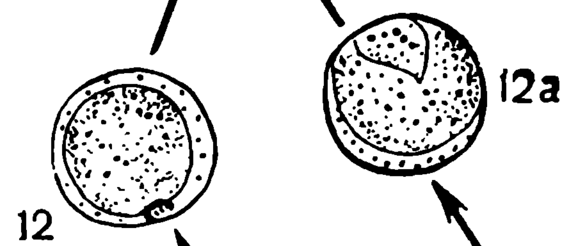
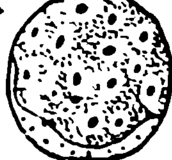
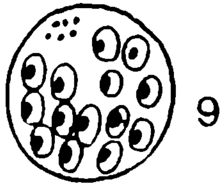
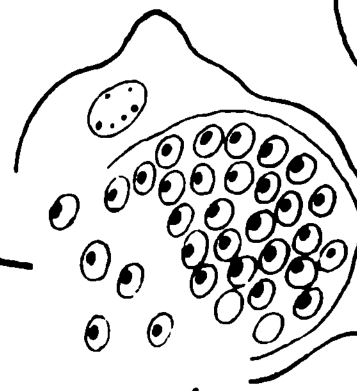
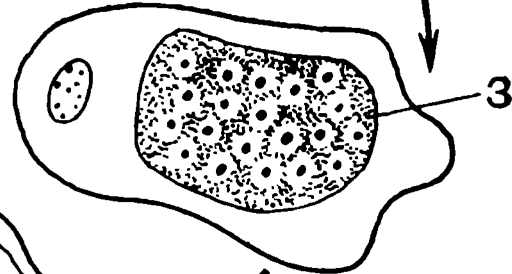
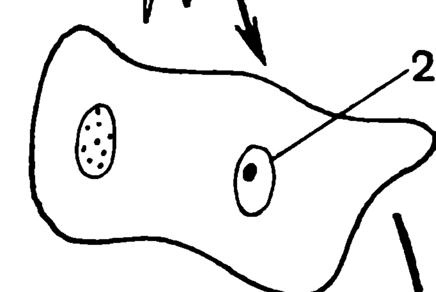
Мерозоиты вновь внедряются в эритроциты, и весь цикл шизогонии начинается сначала. После каждой шизогонии число паразитов в крови все более и более возрастает.

Шизогония, однако, идет не беспредельно. Через несколько циклов бесполого размножения часть внедрившихся в эритроциты мерозоитов превращается в стадии развития, подготовительные к образованию половых клеток, которые получают название гаметоцитов. Гаметоциты образуются двух категорий: микро- и макрогаметоциты. Первые в дальнейшем дают начало м и к р о г а м е т а м (мужским половым клеткам), вторые — м а к р о г а м е т а м (женским половым клеткам). Между этими двумя категориями гаметоцитов имеются некоторые небольшие различия в строении, которые в основном сводятся к тому, что макрогаметоциты богаче снабжены резервными запасными включениями.

Рис. 63. Цикл развития и способы заражения Toxoplasma gondii:

1 — кошка-хозяин, в котором проходят шизогония и стадии полового цикла; *2—4* — последовательные стадии развития ооцисты; *5, 6* — мыши-хозяева, в которых протекает дополнительное бесполое размножение; *7* — внутриутробное заражение мышей.




13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
Комар

12
12а

8

9

4

3

2

Для дальнейшего развития гаметоциты должны попасть в кишечник комара анофелес, что происходит при сосании им крови больного малярией. Судьба микро- и макрогаметоцитов различна. Каждый микрогаметоцит в желудке комара дает начало 4—8 нитевидным подвижным микрогаметам. Макрогаметоциты без деления преобразуются в макрогаметы. В просвете желудка комара происходит слияние мужских и женских гамет (оплодотворение), и образуется овальной формы зигота. Зигота (которая здесь благодаря своей подвижности получает название оокинеты) прободает желудок и закрепляется на его стенке, обращенной в сторону полости тела, превращаясь в ооцисту. Здесь она одевается оболочкой (эта оболочка несравнима с оболочкой ооцист кокцидий: у плазмодия она образуется за счет тканей комара), после чего начинается очень быстрый рост, в результате которого объем ооцисты увеличивается во много сот раз. По мере роста ооцисты происходит многократное деление ядра. Процесс развития ооцисты на кишечнике завершается образованием длинных (до 14 мкм) спорозоитов, очень тонких (1 мкм) одноядерных клеток (но спор, как у кокцидий, здесь не образуется). В каждой ооцисте формируется огромное количество (до 10 тыс. в одной ооцисте) спорозоитов. Зрелая ооциста лопается, и спорозоиты попадают в заполненную гемолимфой (кровью) полость тела комара. Спорозоиты активно перемещаются, совершая червеобразные движения. Перемещение их не беспорядочно. Они направляются в слюнные железы комара, в которых собираются в огромных количествах (цв. табл. 4).

Анофелесы, у которых спорозоиты заполняют слюнные железы, — источник заражения человека. Спорозоиты при укусе проникают в кровяное русло человека, и цикл развития плазмодия начинается вновь.

Сколько времени требуется для завершения цикла развития малярийного плазмодия в комаре и при каких условиях среды он протекает? Быстрота развития плазмодия в комаре в большой степени зависит от температуры. Цикл развития Plasmodium vivax при 17—18°C завершается в комаре в течение трех недель. При более высоких температурах среды он протекает значительно быстрее. Например, при 25—27°C для развития плазмодия требуется лишь одна неделя. Если температура окружающей среды ниже 15—17°C, то развитие его начинается нормально, происходит оплодотворение и образование оокинеты, но спорозоиты не формируются.

Указанные закономерности зависимости развития человеческих видов Plasmodium в переносчике от температуры объясняют основные факты географического распространения малярии. Ареал комаров рода Anopheles значительно шире, чем ареал возбудителя малярии. Комары могут жить и развиваться при температурах более низких, чем это необходимо для развития Plasmodium. Поэтому наличие Anopheles далеко не всегда означает возможность существования в данной местности малярии.

Малярия и борьба с ней. В эпидемиологии малярии до недавнего времени оставалась неизвестной причина одной особенности этого заболевания, имеющая важное практическое значение. Дело в том, что лица, переболевшие малярией и, казалось бы, уже совершенно здоровые иногда через значительный промежуток времени (даже через годы) давали рецидив заболевания без дополнительного заражения. Откуда брался возбудитель? Исследования показали, что мерозоиты плазмодия способны проникать в клетки внутренних органов человека и сохранять в них жизнеспособность, не размножаясь. Через некоторый срок из такого как бы «спящего» состояния эти зоиты вновь могут перейти в активное состояние, приступить к размножению, внедриться в эритроциты и дать вспышку малярии. Причины такого внезапного «пробуждения» зоитов остаются неизвестными. Такие недеятельные стадии плазмодия получили название г и п н о з о и т ы.

Малярия — болезнь преимущественно теплых стран, обладающих необходимыми условиями для развития комаров анофелесов. Личинки этих насекомых, развивающихся с полным превращением, живут в воде, в мелких стоячих водоемах (рис. 65), сохраняя, однако, воздушное дыхание. На заднем конце тела личинки расположены дыхальца, через которые воздух проникает в их дыхательную (трахейную) систему. Личинки периодически поднимаются на поверхность воды для дыхания. Куколки комаров тоже живут в воде и дышат атмосферным воздухом. Лишь взрослый комар является воздушным насекомым. Яйца анофелесы откладывают в воду.

Борьба с малярией осуществляется двумя основными путями. Первый — это лечение маляриков специальными лекарственными средствами (хинин, акрихин, плазмоцид и др.). Отсутствие возбудителя в крови людей делает невозможным заражение переносчиков и, следовательно, распростра-

Рис. 64. Цикл развития кровяного споровика Plasmodium vivax (возбудителя малярии):

1 — спорозоиты; *2—4* — бесполое размножение (шизогония) паразита в клетках печени: *2* — спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку; *3* — растущий шизонт с многочисленными ядрами; *4* — шизонт, распадающийся на мерозоиты: *5—10* — бесполое размножение (шизогония) в красных кровяных клетках (эритроцитах): *5* — молодой шизонт в форме кольца; *6* — растущий шизонт с псевдоподиями; *7, 8* — дальнейшие стадии роста шизонта, деление ядер; *9* — распад шизонта на мерозоиты; *10* — выход мерозоитов из эритроцита; *11* — молодой макрогаметоцит; *11а* — молодой микрогаметоцит; *12* — зрелая макрогамета; *12а* — зрелый микрогаметоцит; *13* — макрогамета; *14* — микрогаметоцит; *15* — образование микрогамет; *16* — копуляция микро- и макрогаметы; *17* — зиготы; *18* — подвижная зигота (оокинета); *19* — оокинета, проникающая через стенку кишечника комара; *20* — оокинета, прикрепившаяся к наружной стенке кишечника и превращающаяся в ооцисту; *21, 22* — растущая ооциста с делящимися ядрами; *23* — зрелая ооциста со спорозоитами; *24* — спорозоиты, покидающие оболочку ооцисты; *25* — спорозоиты в слюнной железе комара.

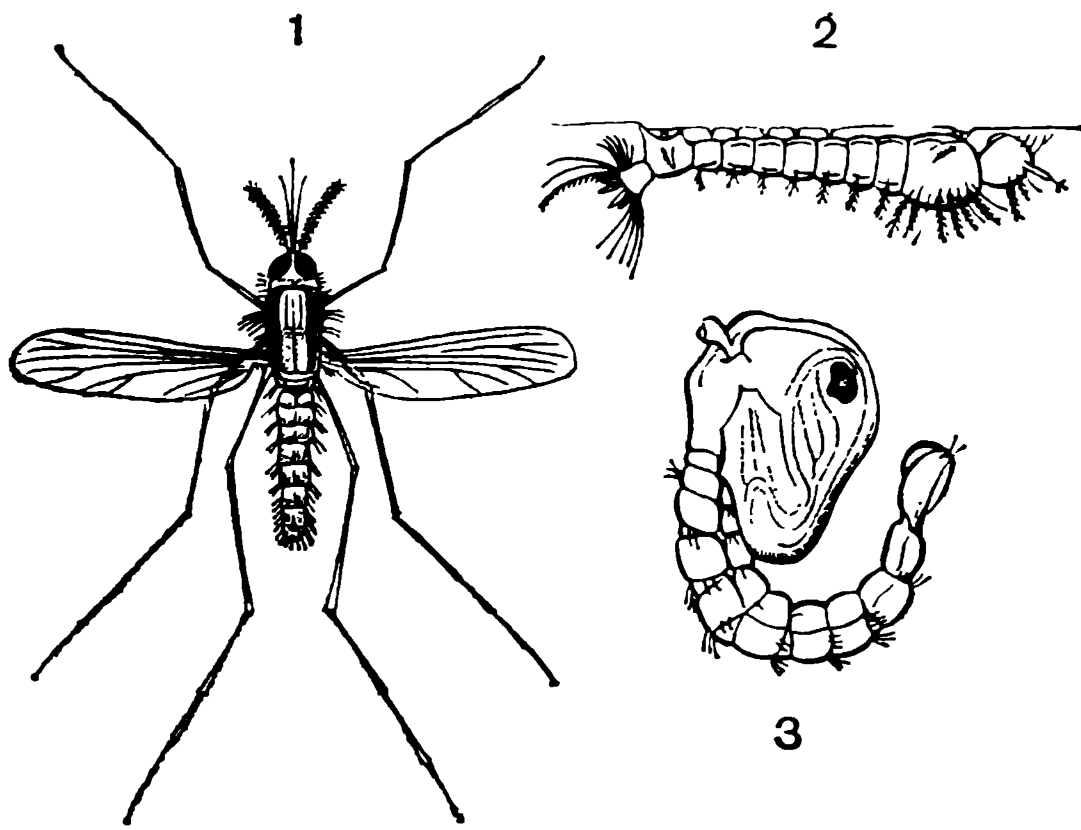


Рис. 65. Комар Anopheles maculipennis — переносчик возбудителя малярии:

1 — взрослая самка; *2* — личинка в момент захвата атмосферного воздуха через дыхальце у поверхности воды; *3* — куколка.

нение малярии. При этом необходимо отметить одну важную особенность, имеющую существенное значение для борьбы с малярией. Дело в том, что большинство специфичных лекарственных средств убивает шизонтов в крови. Гаметоциты же гораздо более стойкие и могут сохраняться в эритроцитах продолжительное время в отсутствие шизонтов. Больной малярией после лечения становится вполне здоровым и часто не подозревает, что является носителем гаметоцитов. Он может явиться источником заражения других людей, если комар насосется его крови с гаметоцитами. Поэтому в малярийных местностях необходим систематический контроль за всеми переболевшими малярией лицами. У них периодически берутся мазки крови и исследуются на носительство гаметоцитов.

В случае обнаружения гаметоносительства проводится специальный курс лечения лекарственными препаратами, разрушающими гаметоцитов.

Второй путь борьбы с малярией — это уничтожение переносчиков. Методы этой борьбы разнообразны. В основном это уничтожение личинок путем заливки водоемов керосином или нефтью. Личинки, поднимающиеся на поверхность для дыхания, наталкиваются на пленку нефти, которая, заполняя трахеи, вызывает их гибель.

Существуют и другие методы борьбы с личинками. Особенно интересен биологический метод борьбы с использованием небольших живородящих рыбок — *гамбузий* (Gambusia affinis). Эти теплолюбивые рыбки (родина их Америка) особенно охотно поедают личинок комаров. Водоемы — места выплода личинок Anopheles, заселяют гамбузиями, которые быстро уничтожают всех личинок. Этот способ применяют в теплых странах, так как гамбузии не могут жить в холодных водоемах.

Борьба со взрослыми летающими комарами представляет большие трудности. Ее проводят в зимнее время на местах зимовок. Анофелесы скопляются в значительных количествах в хлевах, так как, кроме человека, они охотно нападают на рогатый скот. Здесь их и уничтожают, применяя для этого различные инсектициды.

В дореволюционной России малярия была широко распространена и для многих областей страны была массовым заболеванием. Десятки тысяч людей болели малярией. Особенно неблагополучными были некоторые районы Кавказа, Средней Азии, Поволжья. Большие эпидемические вспышки возникали и в первые годы Советской власти, особенно в период гражданской войны. Органы здравоохранения Советского Союза провели огромную работу по борьбе с малярией. Эта борьба, шедшая по разным направлениям, увенчалась полным успехом. В настоящее время малярия как массовое заболевание на территории нашей Родины не существует. Однако необходима постоянная бдительность, чтобы не занести малярию из тропических стран, где она продолжает существовать как массовое заболевание.

В других странах Европы малярия как массовое заболевание тоже ликвидирована. Но в азиатских и африканских странах (в особенности в Индии, экваториальной Африке) малярия — страшный бич населения, от которого страдают десятки миллионов людей. Понадобятся еще большие усилия, чтобы окончательно освободить человечество от этого тяжелого заболевания.

Кровяные споровики, так же как и кокцидии, — паразиты с узкой специфичностью. Виды рода Plasmodium, паразитирующие в человеке, в других млекопитающих развиваться не могут. Благодаря этому не существует природных очагов малярии, не связанных с человеком, какие мы видим, например, у вызываемой трипаносомами сонной болезни (с. 70).

Среди многочисленных видов гемоспоридий известное практическое значение имеет Plasmodium gallinaceum, паразитирующий в крови домашней курицы. Этот паразит встречается в тропических странах, где он может вызывать тяжелые эпизоотии среди кур. Особенно тяжело протекает заболевание цыплят, обычно приводящее к гибели. Переносчиками P. gallinaceum являются комары рода Aedes.

P. gallinaceum широко используют в лабораторной практике для изучения жизненного цикла, так как исследование человеческих видов (особенно шизогонии, протекающей во внутренних органах) представляет большие трудности.

Приведенный выше обзор основных групп споровиков показывает их глубокую приспособленность к паразитическому образу жизни. Приспособления эти разнообразны. Характерный для большинства споровиков способ бесполого раз-

множения — множественное деление (шизогония) обеспечивает быстрое увеличение числа паразитов в хозяине. При наличии в жизненном цикле экзогенных стадий вырабатываются специальные приспособления защитного характера, допускающие длительное существование паразита в неблагоприятных условиях внешней среды. Примером могут служить ооцисты кокцидий. Наконец, наиболее сложным и биологически совершенным приспособлением к паразитизму является полное выключение экзогенных стадий и появление двух хозяев, в одном из которых осуществляется шизогония, а в другом — половой процесс и спорогония. По этому пути пошла эволюция кровяных споровиков.

Среди какой группы свободноживущих простейших следует искать корни происхождения споровиков? Весьма вероятно, что они взяли начало от жгутиконосцев. Серьезным доказательством в пользу этой точки зрения является наличие в жизненном цикле большинства споровиков жгутиковых стадий. Например, микрогаметы кокцидий по своему строению являются как бы небольшими жгутиконосцами, снабженными двумя жгутиками. Характер полового процесса споровиков — копуляция — весьма близок к тому, что наблюдается у жгутиконосцев. Наконец, как мы видели выше, представители класса жгутиконосцев довольно легко переходят к паразитизму.

Глубокая приспособленность к паразитическому образу жизни обеспечивает споровикам широкое распространение и большое видовое разнообразие.

У споровиков сложный жизненный цикл, как мы видели, выражается в смене форм размножения и строения. Разные этапы цикла приспособлены к различным условиям окружающей среды. Часть стадий (а иногда и весь цикл) проходит в теле животного-хозяина. Некоторые стадии осуществляются в наружной среде. Возникает вопрос, каково же в этих сложных циклах соотношение гаплоидной и диплоидной фаз клеточного ядра? Выше было показано (с. 52), что у многоклеточных животных мейоз и, как его следствие, уменьшение вдвое числа хромосом, происходит при созревании половых клеток. Соответственно обе зрелые половые клетки: мужская (сперматозоид) и женская (зрелая яйцевая клетка) — несут одинарный (гаплоидный) комплект хромосом. Двойной (диплоидный) комплект восстанавливается в момент оплодотворения (образования зиготы). Таким образом, все без исключения многоклеточные животные являются диплонтами с гаметической редукцией. У фораминифер (с. 53), как мы видели, имеет место своеобразное и уникальное для животных гетерофазное чередование поколений, в процессе которого одно поколение (размножающееся бесполым путем) диплоидно, а другое поколение (размножающееся половым путем) гаплоидно. У споровиков (а также у большинства жгутиконосцев, у которых имеется половой процесс) имеет место совсем иное соотношение гаплоидной и диплоидной фазы в жизненном цикле. В результате многочисленных исследований можно считать установленным, что во всех классах споровиков диплоидна только зигота. Каждая хромосома представлена здесь двумя гомологичными единицами. Первое деление ядра зиготы (проходящее обычно в ооцисте) является мейозом и ведет к редукции числа хромосом, т. е. к преобразованию диплоидного комплекта хромосом в гаплоидный. Все последующие стадии цикла сохраняют гаплоидное число хромосом. Деление клеток здесь осуществляется путем простого митоза. При образовании гамет мейоза и редукции числа хромосом не происходит. Таким образом, все споровики являются гаплонтами с зиготическим типом редукции. Соотношение гаплоидной и диплоидной фаз противоположно тому, что имеет место у многоклеточных животных.

ТИП КНИДОСПОРИДИИ (CNIDOSPORIDIA)

Этот тип, так же как и споровики, состоит исключительно из паразитических организмов. Рассмотрим наиболее характерный класс типа *книдоспоридий — миксоспоридий* (Myxosporidia).

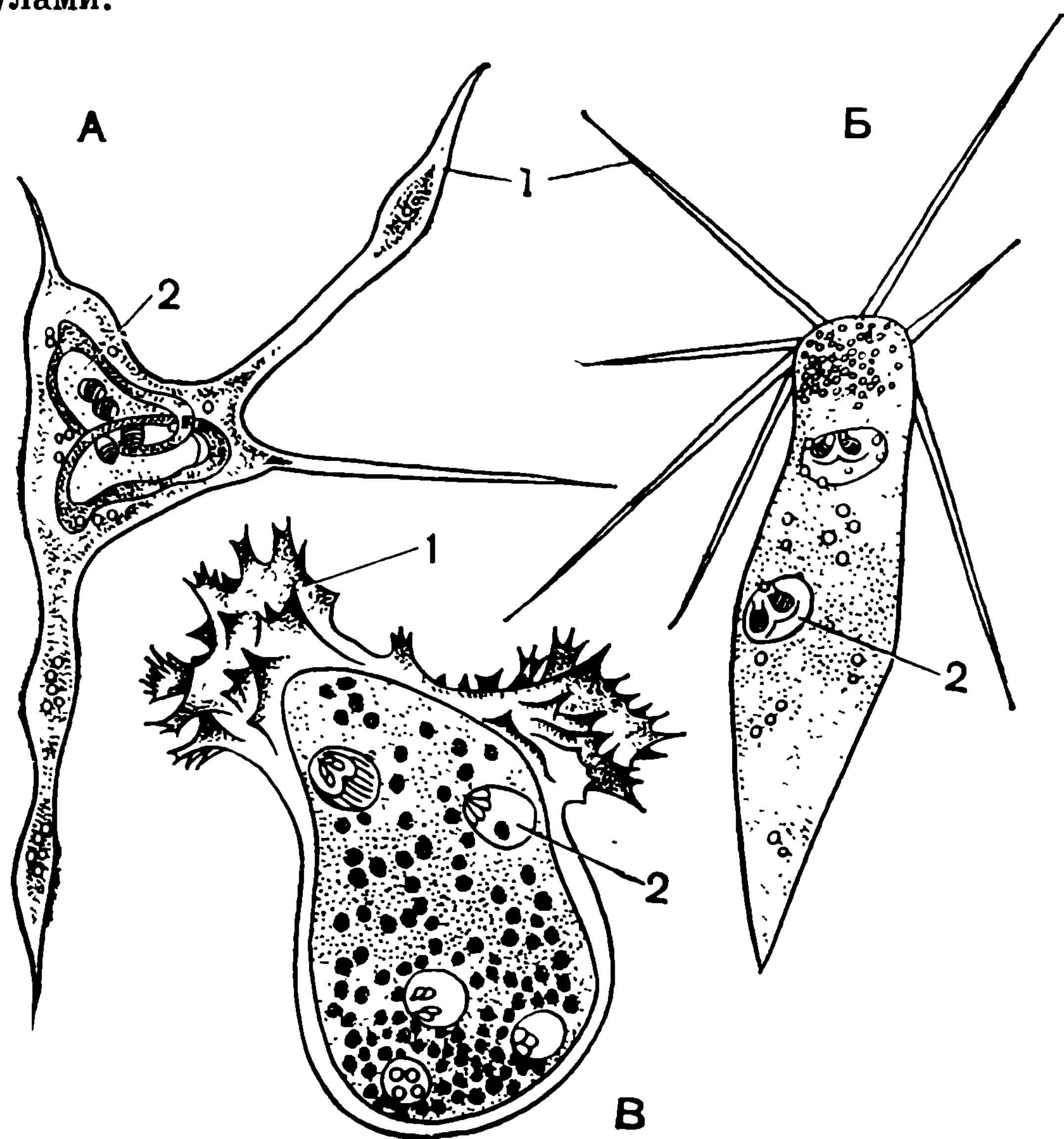
КЛАСС МИКСОСПОРИДИИ (MYXOSPORIDIA)

Миксоспоридии (их называют также *слизистыми споровиками*) — почти исключительно паразиты морских и пресноводных рыб. В природе миксоспоридии распространены очень широко во всех широтах и во всех типах водоемов. Число описанных видов превышает 1000.

Строение и цикл размножения. Полостные виды миксоспоридий имеют амебоидное тело с несколькими ядрами. Они образуют псевдоподии и способны передвигаться (рис. 66). Размеры этих миксоспоридий невелики, они измеряются обычно десятками микрометра. Цитоплазма разделена на два слоя: наружную, более светлую эктоплазму и внутреннюю — эндоплазму. В эндоплазме у зрелых особей лежат споры.

Тканевые миксоспоридии представляют собой плазматические массы, лежащие в толще тканей и окруженные оболочкой. В плазматическом теле их обычно имеется большое число ядер (измеряемое иногда сотнями и тысячами) и спор. Размеры многоядерных плазмодиев тканевых миксоспоридий могут быть очень различны. Некоторые из них достигают горошины или даже ореха. В этих случаях на теле рыб образуются опухоли (рис. 67), которые затем прорываются и превращаются в язвы.

Рис. 66. Плазмодии полостных миксоспоридий со спорами: *А* — Ceratomyxa appendiculata; *Б* — Leptotheca agillis; *В* — Chloromyxum leidigi; *1* — псевдоподии; *2* — споры со стрекательными капсулами.



Как же осуществляется цикл развития миксоспоридий, как паразит проникает в тело рыбы?

Для распространения миксоспоридий служат споры, с рассмотрения строения и развития которых мы и начнем изложение хода жизненного цикла.

Споры формируются в эндоплазме миксоспоридий. В плазмодиях многих мелких полостных видов образуются всего две споры. В крупных плазмодиях тканевых видов число спор может достигать сотен и тысяч. Зрелая спора миксоспоридий обладает характерной и сложной структурой (рис. 68). Снаружи спора имеет двустворчатую прочную оболочку. Створки ее соединены друг с другом по линии, называемой швом. В этой области они соприкасаются друг с другом, как два часовых стекла, сложенных краями. Как видно на рисунке 68, форма створок у разных видов различна, кроме того, они могут нести снаружи отростки разной формы и длины.

Внутри створок в задней части споры помещается маленький амебовидный зародыш, обычно двухъядерный. На переднем конце споры (а у сильно вытянутых спор — у линии шва или на противоположных концах) помещаются две стрекательные капсулы (у немногих видов их 4—6). Стрекательная капсула представляет собой пузырек с жидкостью, имеющий собственную оболочку, внутри которого расположена скрученная спиралью длинная тонкая нить. Длина нити в несколько раз превосходит длину споры. Эта нить играет важную роль при заражении хозяина миксоспоридиями.

Развитие споры протекает сложно. На деталях его мы останавливаться не будем, укажем лишь, что в формировании каждой споры принимают

участие шесть ядер, из них два переходят в амебоиды, за счет двух формируются створки, два остальных участвуют в образовании стрекательных капсул.

Зрелые споры попадают в воду. Это совершается разными путями: у полостных миксоспоридий — через кишечник или почки, у тканевых — при разрыве цисты и образовании язв. У некоторых видов споры освобождаются лишь после смерти хозяина, как, например, у миксоспоридий, паразитирующих в хрящевой и нервной ткани. Если спора будет заглочена хозяином (рыбой), то под воздействием пищеварительных соков стрекательные нити с силой выбрасываются и внедряются в стенку кишечника. Таким путем спора прочно закрепляется в теле хозяина. После этого створки расходятся по линии шва — спора как бы раскрывается. Амебоидный зародыш выходит из споры и активно внедряется в ткани. Далее через ткани хозяина он направляется в тот орган, в котором паразитирует данный вид миксоспоридий.

Рассмотренный выше жизненный цикл миксоспоридий не имеет ничего сходного с циклами споровиков (грегарин, кокцидий, гемоспоридий). Здесь отсутствуют шизогония, гаметогенез, оплодотворение и спорогония, закономерное чередование которых столь характерно для класса споровиков. Размножение и распространение связано у миксоспоридий с образованием спор. Строение спор и их развитие совершенно иное, чем у споровиков. Очевидно, что развитие спор миксоспоридий следует рассматривать как своеобразный процесс бесполого размножения, несколько напоминающий внутреннее почкование. Имеется ли у миксоспоридий в какой-либо форме половой процесс? Вопрос этот окончательно не решен. Мы видели выше, что амебоид, заключенный в споре, обладает двумя ядрами. По наблюдениям многих авторов, по выходе амебоида из споры ядра сливаются. В этом усматривают вторично упрощенную форму полового процесса, поскольку основным моментом в оплодотворении является слияние ядер.

Миксоспоридиоз и борьба с ним. Как отмечалось, миксоспоридии — возбудители заболеваний рыб. Перечислим некоторые наиболее опасные из них.

У карпа, являющегося одним из основных объектов разведения в прудовых рыбоводческих хозяйствах, известно несколько заболеваний, вызываемых миксоспоридиями. Наиболее часто встречается Myxobolus cyprini, вызывающий злокачественную анемию. Вегетативные стадии паразита и цисты со спорами поражают ткани различных органов карпа: жабры, мускулатуру, почки, печень, селезенку.

Имеется много видов миксоспоридий (преимущественно виды родов Myxobolus и Henneguya), которые паразитируют на жабрах. Они поражают *карповых рыб*, *судаков*, *щуку* и других промысловых рыб. При массовом поражении жабр нарушается нормальный процесс дыхания, что приводит к заболеваниям.

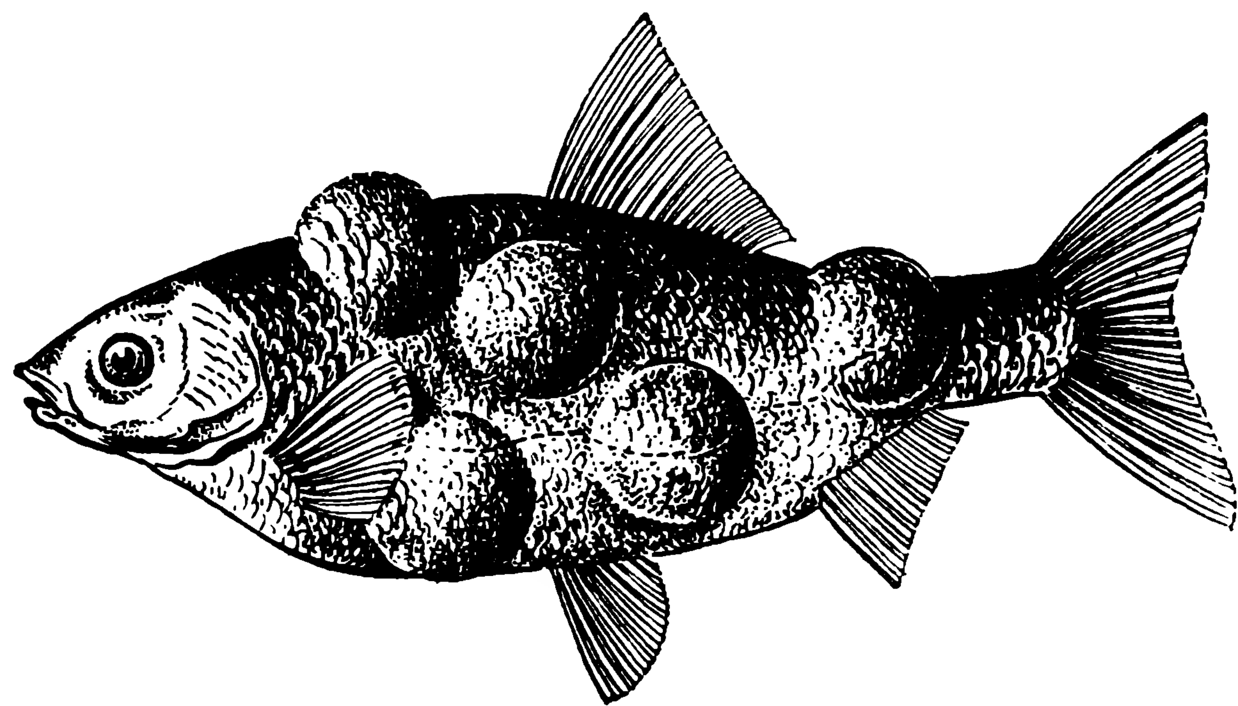
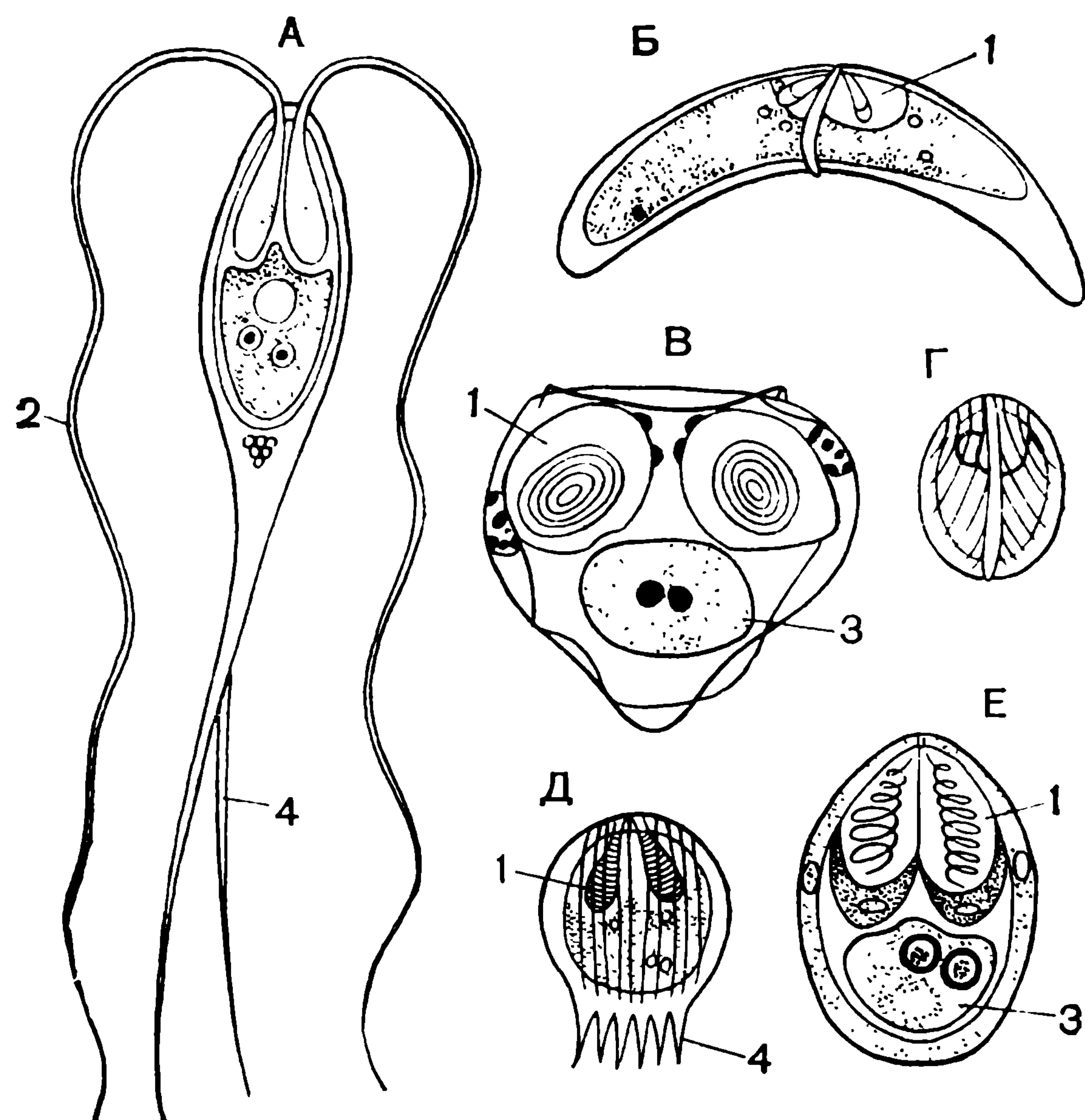


Рис. 67. Плотва с опухолями, образованными плазмодиями миксоспоридий.

Тяжелое заболевание рыб, особенно ценных *лососевых* (*форель*, *лосось*), вызывает миксоспоридия Myxosoma cerebralis. Этот паразит поражает преимущественно мальков, вызывая их массовую гибель. Болезнь получила название «вертеж» форелей по характерному признаку заболевания. Myxosoma cerebralis локализуется в хрящевой ткани. При массовом заражении споры встречаются и в других органах: головном мозгу, мышцах. Особенно часто миксоспоридия локализуется в полукружных каналах, вызывая разрушение органа равновесия. Это нарушает нормальное дви-

Рис. 68. Споры различных миксоспоридий:
А — Henneguya acerina; *Б* — Ceratomyxa truncata; *В* — Sinuolinea dimorpha; *Г* — Sphaerospora divergens; *Д* — Myxobolus cyprini; *Е* — Myxobolus sp.; *1* — стрекательные капсулы; *2* — выброшенная стрекательная нить; *3* — амебоид с двумя ядрами; *4* — отростки оболочки споры.



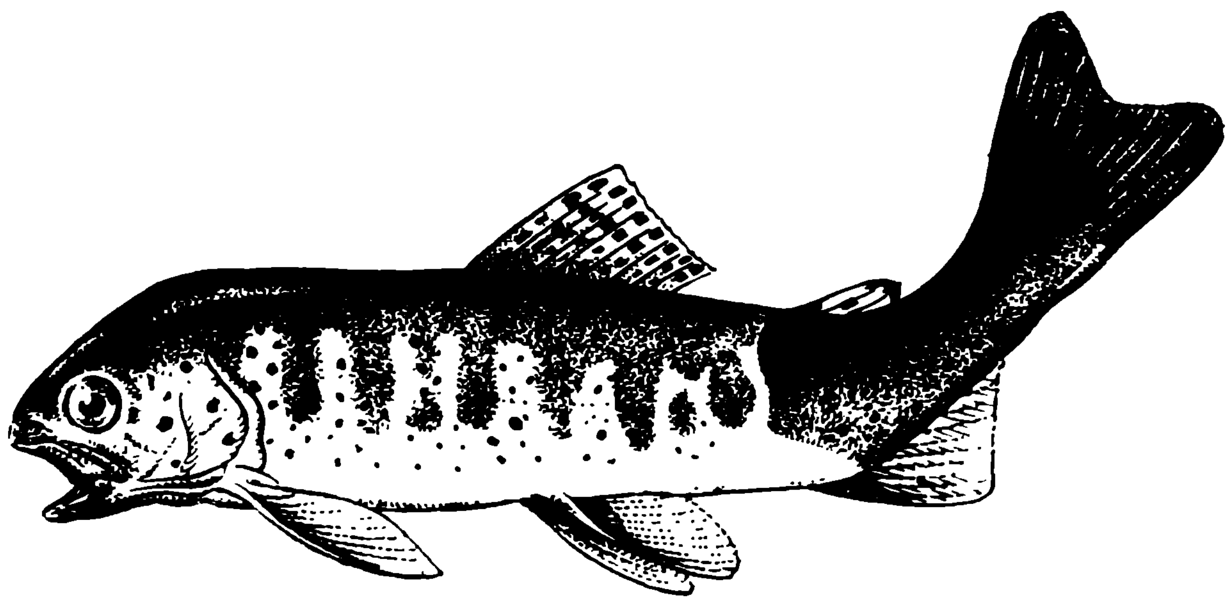


Рис. 69. Молодая форель, больная «вертежом» (возбудитель Myxosoma cerebralis).
Позвоночник искривлен, задняя треть тела сильно пигментирована.

жение. Рыбки начинают кружиться с большой быстротой, после чего наступает период утомления. Второй характерный симптом заболевания — искривление позвоночника (рис. 69), связанное с нарушением целостности хряща позвоночника. Кроме искривления хвостового отдела, наблюдается ненормальная темная пигментация хвоста. «Вертеж» форелей часто приводит к массовой гибели молодых рыбок. После гибели рыбки при разложении трупа споры попадают в воду.

Как осуществляется в рыбоводных хозяйствах борьба с миксоспоридиозами? Мероприятия эти носят в основном профилактический характер. Следует избегать контакта больных и здоровых рыб. Зараженные водоемы рекомендуют обезвреживать, спуская их на зиму и дезинфицируя ложе водоема негашеной известью и другими химикатами.

Миксоспоридии могут вызывать у карпа и некоторых других карповых рыб тяжелые заболевания почек. Например Hoferellus cyprini, поражающий преимущественно молодь карпа, локализуется в мочевых канальцах почек и разрушает стенки канальцев. При сильном заражении это заболевание вызывает гибель рыбы.

За последние годы многочисленными исследованиями в основном советских ученых показано, что миксоспоридии широко распространено не только среди пресноводных, но также и морских рыб. Многие из морских миксоспоридий локализуются в мускулатуре, большинство их принадлежит к роду Kudoa. Они обладают не двумя, а четырьмя и даже большим числом стрекательных капсул в споре. Эти морские многокапсульные миксоспоридии объединяются в особое семейство Multivalvolea. Эти паразиты наносят существенный вред морскому промысловому рыболовству. Выловленную морскую рыбу в значительной части замораживают и в замороженном состоянии хранят длительное время. Однако при замораживании даже при очень низких температурах миксоспоридии не погибают, а сохраняются живыми длительное время. Они продолжают выделять ферменты, разжижающие мускульную ткань рыбы. В результате значительная часть мускулатуры превращается в студневидную массу, совершенно не пригодную к употреблению в пищу. Это наносит большой материальный ущерб морскому рыболовству, так как большие партии рыбы приходится выбраковывать. Миксоспоридии рода Kudoa поражают массовые виды морских промысловых рыб, таких, как мерлуза, потассу, атлантическая сельдь и другие.

* * *

Книдоспоридии представляют собой группу простейших, глубоко измененную паразитизмом. В их происхождении и эволюции важную роль сыграло замечательное приспособление — образование сложных спор со стрекательными нитями. Эта особенность их строения обеспечивает широкое распространение паразитов. С какой группой свободноживущих простейших вероятнее всего связаны книдоспоридии в своем происхождении? Наличие в их жизненном цикле амебоидной стадии и полное отсутствие жгутиковых стадий позволяет предположить, что книдоспоридии происходят от саркодовых в результате их глубокого приспособления к паразитизму, выразившегося в появлении особо устроенных спор.

ТИП МИКРОСПОРИДИИ (MICROSPORIDIA)

В отличие от миксоспоридий, *микроспоридии* паразитируют как в позвоночных животных (преимущественно в рыбах), так и в беспозвоночных. Это внутриклеточные паразиты. Число известных видов свыше 300. Наибольший вред причиняют паразиты насекомых, так как некоторые виды микроспоридий вызывают тяжелое заболевание *медоносной пчелы* и *тутового шелкопряда*. У медоносной пчелы болезнь, вызываемая микроспоридиями (Nosema apis), называется белым поносом. Она сильно истощает пчелиную семью и нередко вызывает ее гибель. Микроспоридиоз тутового шелкопряда носит название пебрины (Nosema bombycis). Это заболевание в большинстве случаев смертельно.

Большинство видов насекомых и других членистоногих поражаются специфичными для них видами микроспоридий. Можно ожидать, что в ближайшие годы по мере изучения число известных видов микроспоридий возрастет во много раз.

Число видов микроспоридий, паразитирующих в рыбах, невелико. Они могут поражать разные органы, локализуясь чаще всего в соединительной ткани и мышцах. Из рыб, имеющих промысловое значение, микроспоридиями поражаются *снетки*, *корюшка*. Особенно сильно страдает от микроспоридии Glugea hertwigi снеток, имеющий немаловажное промысловое значение в северных пресноводных водоемах СССР (Псковско-Чудское озеро, озеро Белое и др.). Сильное заражение снетков микроспоридиями вызывает у них воспаление и нарушение функций большинства внутренних органов и, как результат, массовую гибель рыбок.

Один из видов микроспоридий (Cocconema sulci) паразитирует в икринках осетровых рыб бассейнов Черного и Каспийского морей, вызывая гибель икринок. Однако массового заражения осетровых этим паразитом пока не отмечалось. Нередко микроспоридии рода Glugea паразитируют в *колюшках*, вызывая образование крупных белых цист в коже (рис. 70).

Познакомимся с жизненным циклом микроспоридий на примере Nosema apis (паразит *медоносной пчелы*) и N. bombycis (паразит *тутового шелкопряда*). У пчелы микроспоридий развивается в клетках эпителия кишечника, у тутового шелкопряда — в клетках самых различных органов. Споры (рис. 71) очень мелкие (у Nosema apis длина 4,5—6,5 мкм, ширина 2,5—3,5 мкм). Имеется прочная и относительно тонкая оболочка, которая, в отличие от таковой у миксоспоридий, не является двустворчатой. Значительная часть пространства внутри оболочки споры занята одной стрекательной капсулой с расположенной в ней спирально закрученной длинной тонкой нитью. Сзади к капсуле примыкает очень маленький, вероятно двухъядерный, амебоидный зародыш.

При проникновении споры в кишечник хозяина нить стрекательной капсулы с силой выбрасывается и внедряется в клетку эпителия. Длина ее в выброшенном состоянии достигает 70 мкм, что превосходит длину споры более чем в 10 раз. Вместе с нитью выносится и амебоидный зародыш, который проникает в клетку хозяина. Ранее полагали, что зародыш прикрепляется к наружному концу нити. Недавними исследованиями с применением электронной микроскопии удалось показать, что нить представляет собой тончайшую полую трубку и что зародыш проникает в клетку хозяина через полость этой трубки. Здесь амебоид

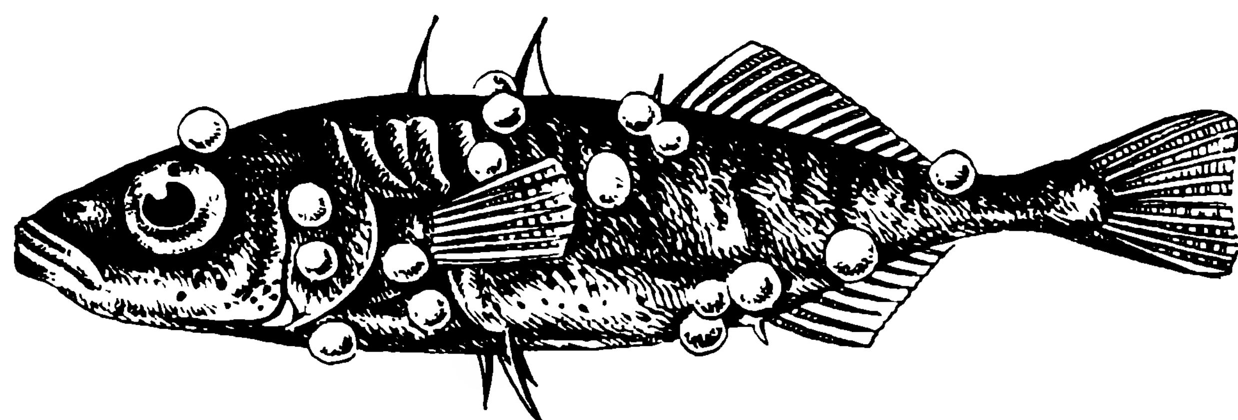
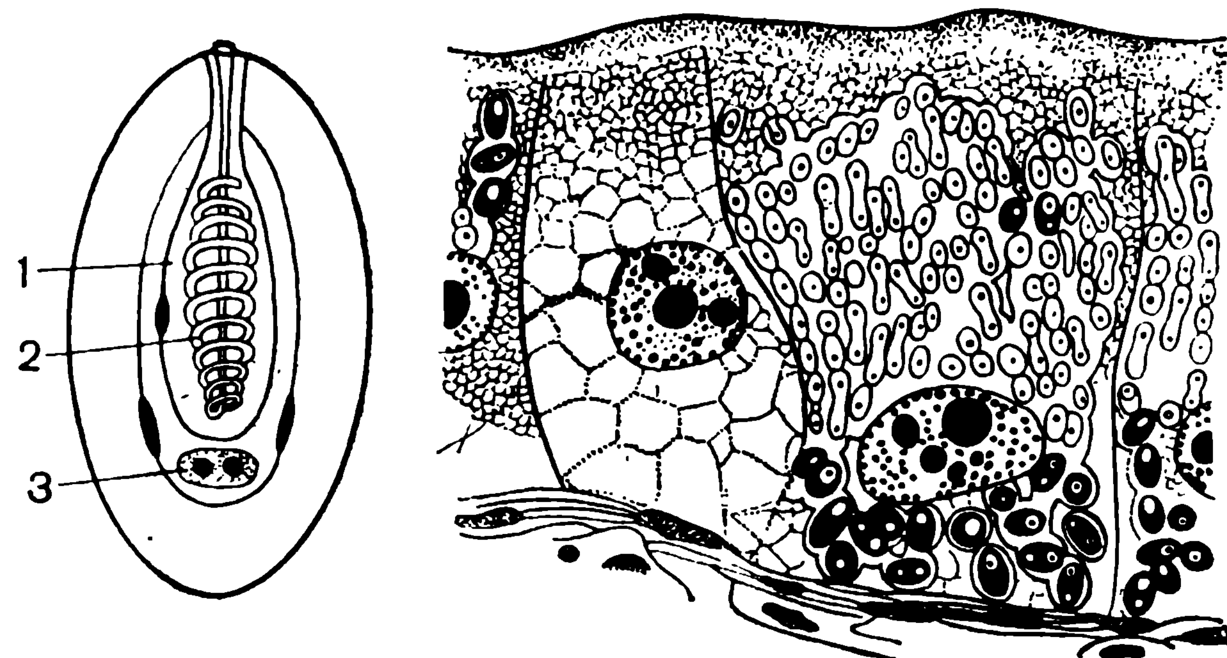


Рис. 70. Трехиглая колюшка с цистами микроспоридии Glugea anomala в коже.

Рис. 71. Микроспоридии рода Nosema.

Слева — строение споры Nosema bombycis; *1* — стрекательная капсула; *2* — нить стрекательной капсулы; *3* — амебоид с ядрами; *справа* — срез через эпителий кишечника шелковичного червя, набитого шизонтами и спорами.



начинает энергично делиться, образуя цепочки, состоящие из отдельных клеток паразита. Многоядерных плазмодиев не образуется. Вскоре начинается формирование спор, строение которых уже рассмотрено выше. У Nosema bombycis (возбудителя пебрины шелкопряда) паразит при сильном заражении проникает в цитоплазму яйцевых клеток, и в этом случае, если родительская особь не погибает, паразит передается следующему поколению. Получается передача возбудителя «по наследству».

Борьба с микроспоридиозами пчелы и тутового шелкопряда представляет собой сложную задачу. В основном борьба сводится к профилактическим мероприятиям. Зараженные ульи дезинфицируют. Сильно зараженные семьи приходится уничтожать. Важная мера борьбы с пебриной шелковичного червя — микроскопический контроль отложенных яиц. Часть яиц изучают под микроскопом. Если в них найдут споры микроспоридий, то всю партию яиц уничтожают.

Наряду с отрицательным значением микроспоридий за последние годы выявляются возможности их широкого использования на пользу человека. Большая часть микроспоридий (свыше 70% описанных до сих пор видов) — это паразиты членистоногих. Среди последних имеется большое число вредителей сельского хозяйства, существенно снижающих урожайность полей, плодовых садов, бахчей, наносящих большой вред лесным насаждениям. Кроме того, многие членистоногие (например, клещи) являются переносчиками различных тяжелых заболеваний человека и домашних животных (комары — малярии, москиты — лейшманиоза, муха цеце — сонной болезни, слепни — трипаносом рогатого скота и т. п.). Возникает вопрос: нельзя ли при помощи микроспоридий бороться с вредными членистоногими? Заражать вредителей и переносчиков заболеваний микроспоридиями и вызывать таким путем их гибель? Такой биологический метод борьбы имеет значительные преимущества перед химическими методами, ибо он не загрязняет окружающую среду и не наносит вреда полезным насекомым. На пути разработки биологического метода с использованием микроспоридий стоят большие трудности. Заражение вредителей микроспоридиями может осуществляться только живыми спорами. Нужно научиться в садках разводить насекомых для культивирования на них микроспоридий. Такая работа ведется в настоящее время в нескольких странах (СССР, Канада, Великобритания). Имеются уже ощутимые успехи в использовании микроспоридий в борьбе с малярийным комаром, с вредителями некоторых огородных культур. Можно полагать, что микроспоридии найдут широкое применение в борьбе с вредными членистоногими.

ТИП ИНФУЗОРИИ (INFUSORIA, ИЛИ CILIOPHORA)

Простейшие этого многочисленного типа (свыше 7 тыс. видов) широко распространены в природе. К ним относятся разнообразные обитатели морских и пресных вод. Некоторые виды приспособились к жизни во влажной почве. Немалое количество видов инфузорий ведет паразитический образ жизни. Хозяева для паразитических инфузорий — беспозвоночные и позвоночные животные, включая высших обезьян и человека.

По сравнению с другим группами простейших инфузории имеют наиболее сложное строение, что связано с разнообразием и сложностью их функций.

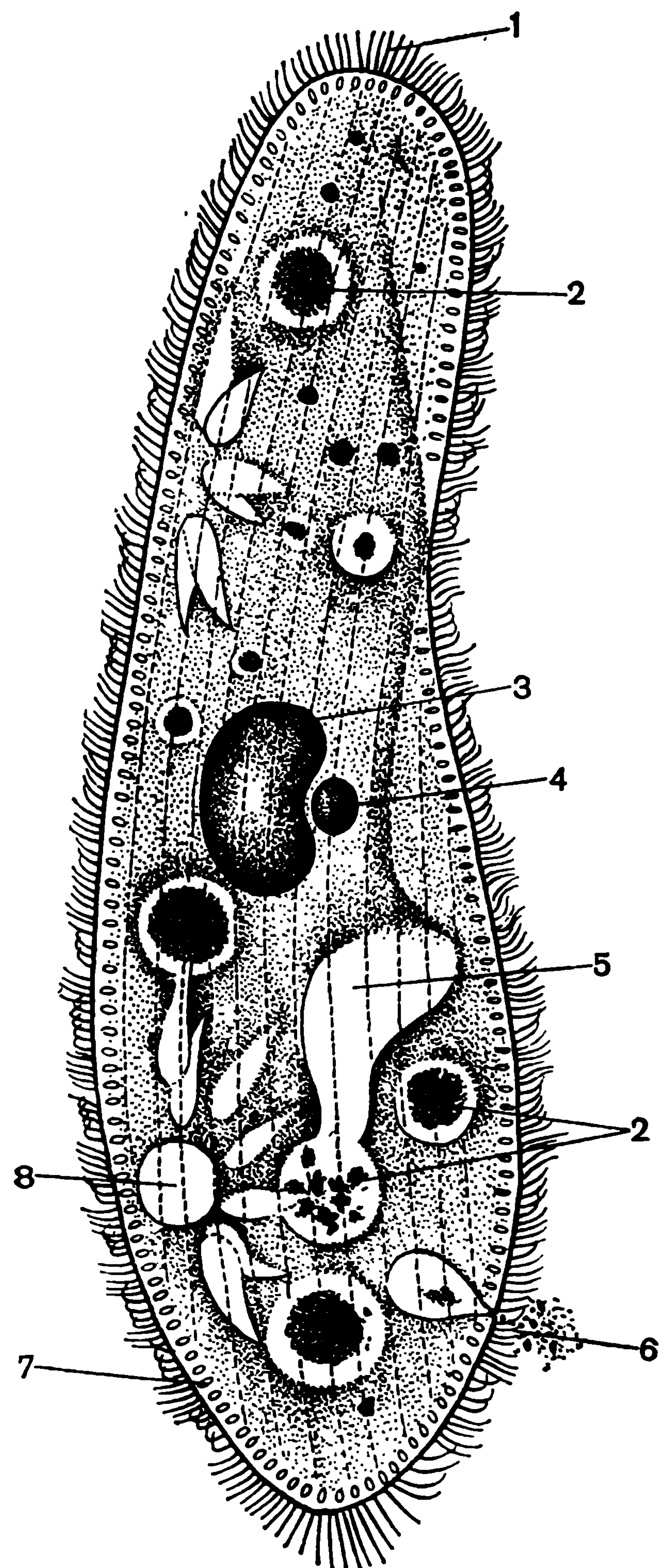
ИНФУЗОРИЯ ТУФЕЛЬКА (PARAMECIUM CAUDATUM)

Строение. Чтобы ознакомиться со строением и образом жизни этих интересных одноклеточных организмов, обратимся сначала к одному характерному примеру. Возьмем широко распространенных в мелких пресноводных водоемах инфузорий туфелек (виды рода Paramecium). Этих инфузорий очень легко развести в небольших аквариумах, если залить прудовой водой обычное луговое сено. В таких настойках развивается множество различных видов простейших и почти всегда развиваются инфузории туфельки. Свое название инфузория туфелька получила по форме тела, напоминающей изящную дамскую туфельку (рис. 72). Среди простейших *инфузории туфельки* — довольно крупные организмы (длина тела около 0,2 мм).

Все цитоплазматическое тело инфузории отчетливо распадается на два слоя: наружный (эктоплазма) — более светлый и внутренний (эндоплазма) — более темный и зернистый. Эктоплазма инфузорий, обладающая сложной структурой, получила название к о р т е к с (рис. 73, 74). Ее периферическая часть, граничащая с наружной средой, представляет собой эластичную двойную мембрану — пелликулу. От эндоплазмы кортекс отделен двойной мембраной. В эктоплазме тела живой туфельки хорошо видны многочисленные коротенькие палочки, расположенные перпендикулярно к поверхности (рис. 72, 7). Эти образования носят название т р и х о ц и с т ы. Функция их очень интересна и связана с защитой простейшего. При механическом, химическом или каком-либо ином сильном раздражении трихоцисты с силой выбрасываются наружу, превращаясь в тонкие длинные нити, которые поражают хищника, нападающего на туфельку. Трихоцисты представляют собой мощную защиту. Они располагаются между ресничками так, что число трихоцист приблизительно соответствует числу ресничек. На месте использованных («выстреленных») трихоцист в эктоплазме туфельки развиваются новые.

На одной стороне, приблизительно по середине тела (рис. 72, *5*), у туфельки имеется довольно глу-

Рис. 72. Инфузория туфелька (Paramecium caudatum):
1 — реснички; *2* — пищеварительные вакуоли; *3* — большое ядро (макронуклеус); *4* — малое ядро (микронуклеус); *5* — ротовое отверстие и глотка; *6* — непереваренные остатки пищи, выбрасываемые наружу; *7* — трихоцисты; *8* — сократительная вакуоль.



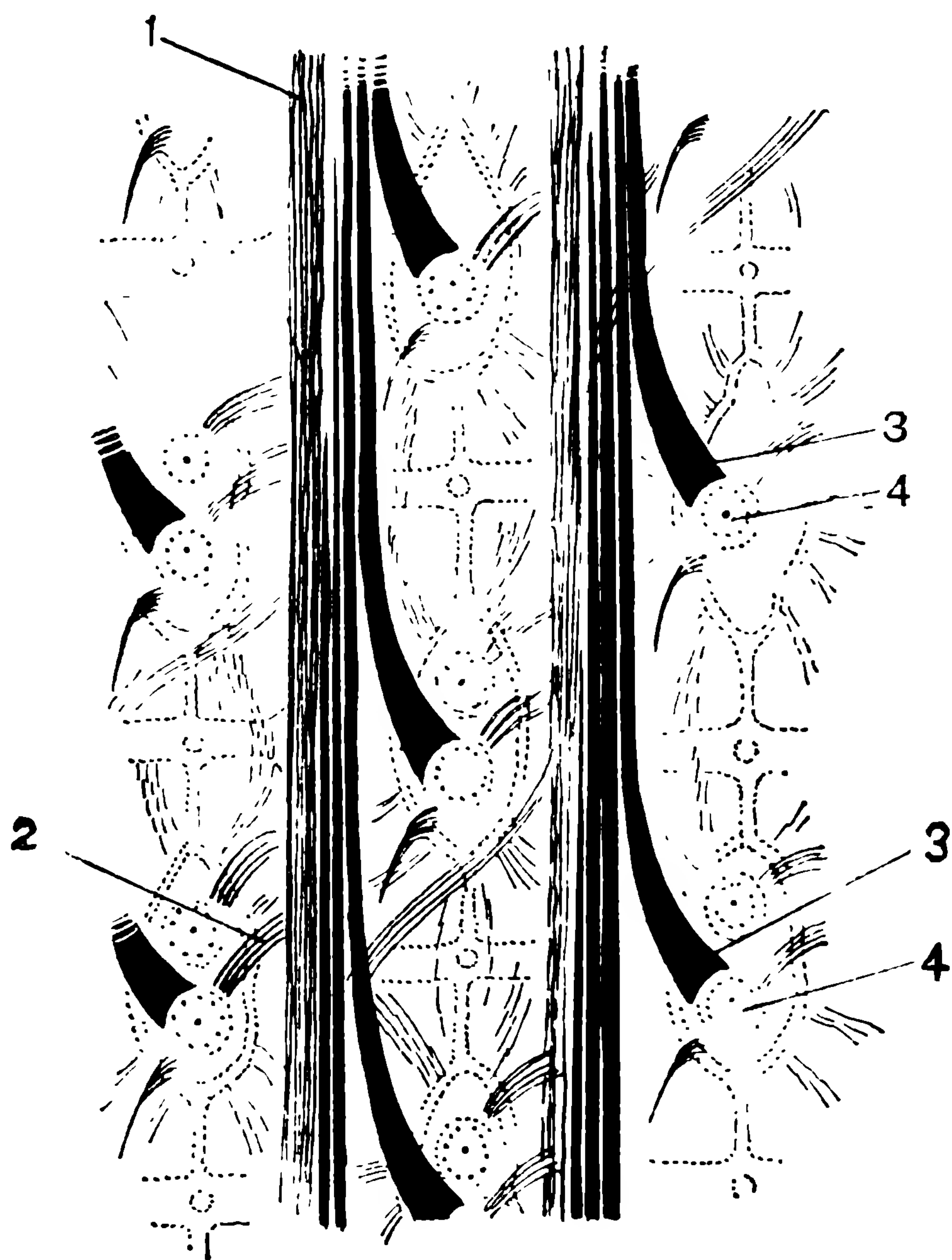
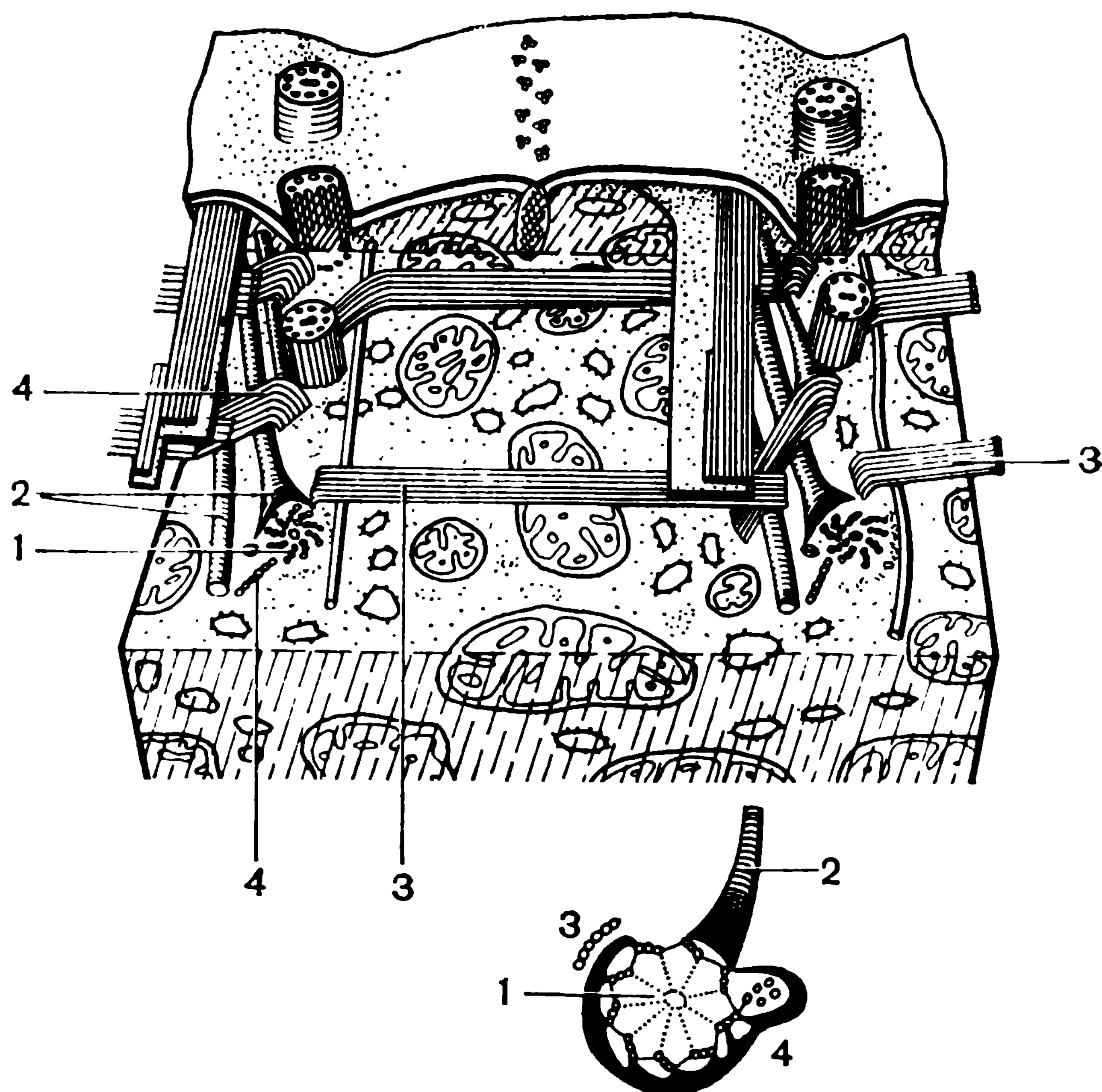


Рис. 73. Строение эктоплазмы (кортекса) инфузории туфельки (схематизировано):

1 — кортекс; *2* — фибриллы (волоконца); *3* — трихоцисты; *4* — реснички.

Рис. 74. Поверхностный разрез через кортекс инфузории туфельки (электронная микроскопия):

1 — поперечный разрез кинетосомы (базального тельца), видны центральные и периферические фибриллы (*внизу* — увеличено); *2* — кинетодесмальные фибриллы; *3* — постцилиарные фибриллы; *4* — тангентальные (продольные) фибриллы.



бокая впадина — ротовая, или перистом. По стенкам перистома, так же как и по поверхности тела, расположены реснички. Они развиты здесь гораздо более мощно, чем на всей остальной поверхности тела. Эти тесно расположенные реснички собраны в две группы. Функция этих особо дифференцированных ресничек связана не с движением, а с питанием (рис. 75).

Инфузория туфелька имеет вакуоли, выполняющие очень важные жизненные функции — пищеварительные (о них будет сказано ниже) и сократительные. Сократительных вакуолей у туфельки две, они расположены в передней и задней трети тела. Каждая из вакуолей состоит из центрального резервуара и приводящих каналов (5—7), которые расположены радиально вокруг центрального резервуара. Цикл работы сократительной вакуоли начинается с того, что приводящие каналы заполняются жидкостью и становятся хорошо видимыми (рис. 72). Затем жидкое содержимое их изливается в центральный резервуар, сами каналы после опорожнения становятся на некоторое время невидимыми. Последний этап цикла работы сократительной вакуоли заключается в том, что жидкость из центрального резервуара изливается через особую пору в пелликуле наружу. После этого центральный резервуар на короткий срок перестает быть видимым. В это время приводящие каналы вновь начинают заполняться жидкостью и весь цикл начинается сначала. Обычно передняя и задняя сократительные вакуоли работают последовательно, как бы по очереди. Каков темп пульсации вакуолей? Какое количество жидкости выводится ими наружу? Частота сокращения сократительной вакуоли в большой степени зависит от условий внешней среды, и особенно от температуры и осмотического давления. При комнатной температуре у туфельки сократительная вакуоля проделывает весь цикл пульсации за 10—15 с. У морских и паразитических инфузорий темп пульсации сократительных вакуолей обычно значительно ниже, чем у пресноводных.

Подсчеты показывают, что примерно за 30—45 мин у туфельки через сократительные вакуоли выводится объем жидкости, равный объему тела инфузории. Таким образом, благодаря деятельности сократительных вакуолей через тело инфузории осуществляется непрерывный ток воды, поступающей снаружи через ротовое отверстие (вместе с пищеварительными вакуолями), а также осмотически непосредственно через пелликулу. Сократительные вакуоли играют важную роль в регулировании тока воды, проходящего через тело инфузории, в регулировании осмотического давления (с. 44). Этот процесс здесь протекает в принципе так же, как у амеб, только структура сократительной вакуоли намного сложнее.

В течение долгих лет среди ученых, занимающихся изучением простейших, шел спор по вопросу о том, имеются ли в цитоплазме какие-нибудь структуры, связанные с появлением сократительной вакуоли, или же она образуется всякий раз заново. На живой инфузории никаких особых структур, которые предшествовали бы ее образованию, наблюдать не удается. После того как произойдет сокращение вакуоли — систола, в цитоплазме на месте бывшей вакуоли не видно никаких структур. Затем заново появляются прозрачный пузырек или приводящие каналы, которые начинают увеличиваться в размерах. Однако никакой связи вновь возникающей вакуоли с существовавшей ранее не обнаруживается. Создается впечатление, что преемственности между следующими друг за другом циклами сократительной вакуоли нет и всякая новая сократительная вакуоля образуется в цитоплазме заново. Однако специальные методы исследования показали, что на самом деле это не так. Применение электронной микроскопии убедительно показало, что у инфузории на том участке, где формируются сократительные вакуоли, имеется особо дифференцированная цитоплазма, состоящая из переплетения тончайших трубочек.

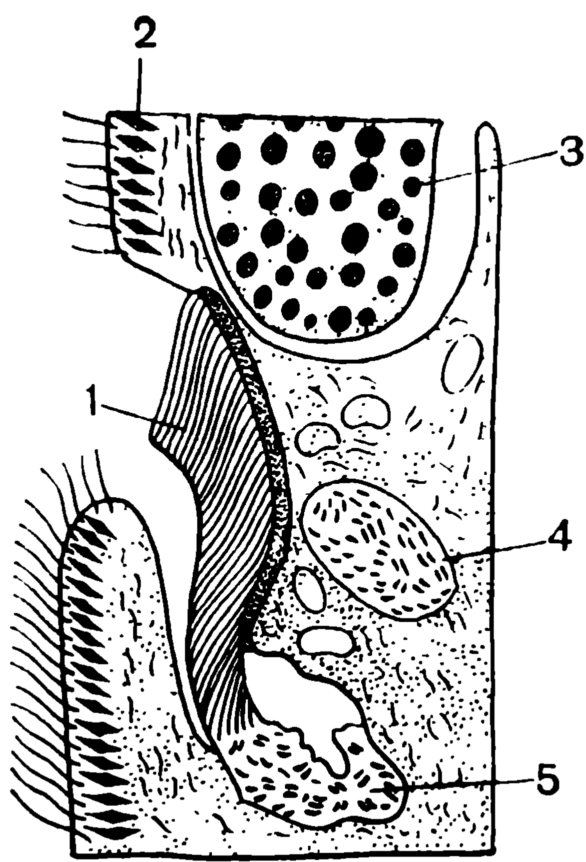


Рис. 75. Продольный разрез инфузории туфельки в области глотки: *1* — густо расположенный ряд ресничек глотки; *2* — трихоцисты; *3* — макронуклеус; *4* — пищеварительная вакуоль; *5* — образующаяся пищеварительная вакуоль.

Таким образом, оказалось, что сократительная вакуоля возникает в цитоплазме не на «пустом месте», а на основе предшествующего особого органоида клетки, функция которого — формирование сократительной вакуоли.

Как и у всех простейших, у инфузорий имеется клеточное ядро. Однако по строению ядерного аппарата инфузории резко отличаются от всех других групп простейших. Ядерный аппарат инфузорий характеризуется дуализмом. Это означает, что у инфузорий имеется два разных типа ядер — большие, или макронуклеусы (*Ma*), и малые, или микронуклеусы (*Mi*). У инфузории туфельки имеется один макронуклеус и один микронуклеус. Такая структура ядерного аппарата свойственна многим инфузориям. У других может быть по нескольку *Ma* и *Mi*.

Посмотрим, какое строение имеет ядерный аппарат у инфузории туфельки (рис. 72). В центре тела инфузории (на уровне перистома) помещается большое массивное ядро яйцевидной или бобовидной формы. Это макронуклеус. В тесном соседстве с ним расположено второе ядро во много раз меньших размеров, обычно довольно тесно прилежащее к макронуклеусу. Это микронуклеус. Различие между этими двумя ядрами не сводится только к размерам, оно более значительно, глубоко затрагивает их структуру.

Макронуклеус по сравнению с микронуклеусом гораздо богаче хроматином, или, точнее, ДНК, входящей в состав хромосом. Соотношение количества хроматина в макронуклеусе и микронуклеусе у разных видов инфузорий различно и колеблется от нескольких десятков до нескольких тысяч раз. Исключение составляют некоторые виды низших инфузорий, у которых содержание хроматина в *Ma* и *Mi* примерно одинаково. Высокое содержание хроматина в *Ma* большинства инфузорий, как показали исследования последних лет, объясняется повторным расщеплением (репликацией) всех или части хромосом. При каждом расщеплении происходит удвоение количества ДНК. Богатство *Ma* хроматином вызывает его высокую функциональную активность. Высокий темп транскрипции и образования больших количеств РНК, в свою очередь, определяет энергичный синтез белка. *Ma* — это функционально высокоактивное ядро, обусловливающее большую физиологическую активность, в том числе быстрый процесс размножения.

Движение. Инфузория туфелька находится в непрерывном быстром движении. Скорость ее (при комнатной температуре) около 2,0—2,5 мм/с. Это большая скорость: за 1 с туфелька пробегает расстояние, превышающее длину ее тела в 10—15 раз. Траектория движения туфельки довольно сложна. Она движется передним концом прямо вперед и при этом вращается вправо вдоль продольной оси тела.

Столь активное движение туфельки зависит от работы большого количества тончайших волосковидных придатков — ресничек, которые покрывают все тело инфузории. Количество ресничек у одной особи инфузории туфельки равняется 10—15 тыс.!

Каждая ресничка совершает очень частые веслообразные движения — при комнатной температуре до 30 биений в 1 с. Во время удара назад ресничка держится в выпрямленном положении. При возвращении ее в исходную позицию (при движении вниз) она движется в 3—5 раз медленнее и описывает полукруг.

При плавании туфельки движения многочисленных покрывающих ее тело ресничек суммируются. Действия отдельных ресничек согласованные, в результате чего получаются правильные волнообразные колебания всех ресничек. Волна колебания начинается у переднего конца тела и распространяется назад. Одновременно вдоль тела ту-

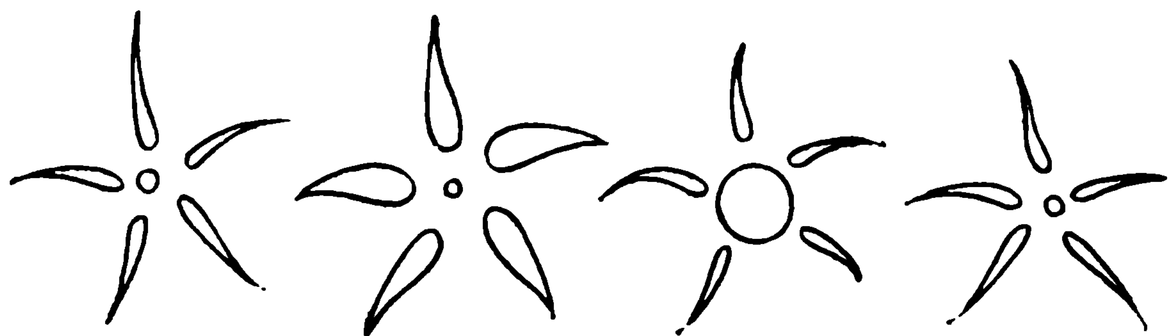


Рис. 76. Последовательные стадии работы сократительной вакуоли инфузории туфельки.

фельки проходят 2—3 волны сокращения. Таким образом, весь ресничный аппарат инфузории представляет собой как бы единое функциональное физиологическое целое, действия отдельных структурных единиц которого (ресничек) тесно связаны (координированы) между собой.

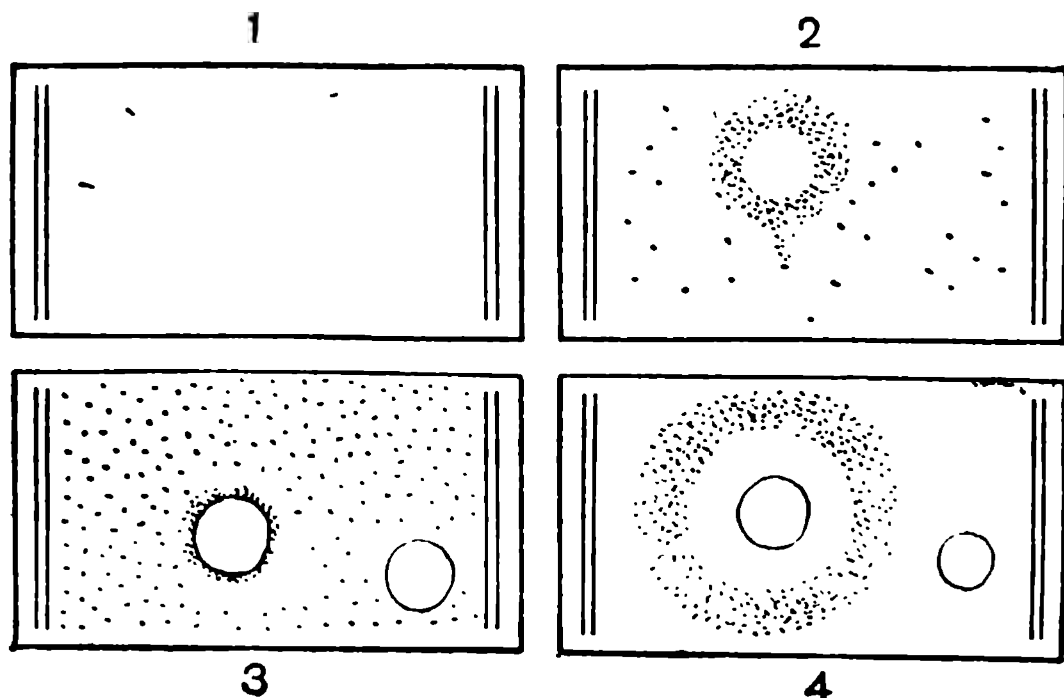
Строение каждой отдельной реснички туфельки, как показали электронномикроскопические исследования, является весьма сложным. Оно ничем не отличается от тонкого строения жгутика, которое подробно рассмотрено выше (рис. 31).

Направление и быстрота движения туфельки не являются величинами постоянными и неизменными. Туфелька, как и все живые организмы (мы видели это уже на примере амебы), реагирует на изменение внешней среды изменением направления движения.

Изменение направления движения простейших под влиянием различных раздражителей называют таксисами. У инфузорий легко наблюдать различные таксисы. Если в каплю, где плавают туфельки, поместить неблагоприятно действующее на них вещество (например, кристаллик поваренной соли), то туфельки уплывают (как бы убегают) от этого неблагоприятного для них фактора (рис. 77).

Рис. 77. Хемотаксис инфузорий туфелек:

1 — положительный хемотаксис, инфузории концентрируются в области привлекающего их вещества; *2* — положительный хемотаксис при введении того же вещества повышенной концентрации, вредно действующей на инфузории; *3* — введен пузырек углекислого газа, инфузории обнаруживают к нему положительный хемотаксис; *4* — тот же препарат через несколько минут; углекислый газ диффундирует в воду, высокая концентрация его вызывает отрицательный хемотаксис туфелек, которые собираются в зону, где концентрация углекислого газа для них оптимальна.



Перед нами пример отрицательного таксиса на химическое воздействие (отрицательный хемотаксис). Можно наблюдать у туфельки и положительный хемотаксис. Если, например, каплю воды, в которой плавают инфузории, прикрыть покровным стеклышком и подпустить под него пузырек углекислого газа, то большая часть инфузорий направится к этому пузырьку и расположится вокруг него кольцом.

Очень наглядно таксис проявляется у туфелек под воздействием электрического тока. Если через жидкость, в которой плавают туфельки, пропустить слабый электрический ток, то можно наблюдать следующую картину: все инфузории ориентируют свою продольную ось параллельно линии тока, а затем, как по команде, двинутся в направлении катода, в области которого и образуют густое скопление. Движение инфузорий, определяемое направлением электрического тока, носит название гальванотаксиса. Различные таксисы у инфузорий могут быть обнаружены под влиянием самых разнообразных факторов внешней среды.

Размножение. Обратимся в качестве примера опять к инфузории туфельке. Если посадить в небольшой сосуд (микроаквариум) один экземпляр туфельки, то уже через сутки там окажется две, а нередко и четыре инфузории. Как это происходит? После некоторого периода активного плавания и питания инфузория несколько вытягивается в длину. Затем точно по середине тела появляется все углубляющаяся поперечная перетяжка (рис. 78). В конце концов инфузория как бы перешнуровывается пополам и из одной особи получаются две, первоначально несколько меньших размеров, чем материнская особь. Весь процесс деления занимает при комнатной температуре около часа. Изучение внутренних процессов показывает, что еще до того, как появляется поперечная перетяжка, начинается процесс деления ядерного аппарата. Путем митоза первым делится микронуклеус, после него — макронуклеус (с. 97). Деление *Ма* по внешности напоминает прямое деление ядра — амитоз. Этот бесполый процесс размножения инфузории туфельки, как мы видим, сходен с бесполым размножением *амеб* (с. 45) и *жгутиконосцев* (с. 67). В отличие от них инфузории в процессе бесполого размножения делятся всегда поперек, тогда как у жгутиконосцев плоскость деления параллельна продольной оси тела.

Во время деления происходит глубокая внутренняя перестройка тела инфузории. Образуется два новых перистома, две глотки и два ротовых отверстия. К этому же времени приурочено деление базальных ядер ресничек, за счет которых образуются новые реснички. Если бы при размножении число ресничек не возрастало, то в результате каждого деления дочерние особи получили бы примерно половину числа ресничек материнской

особи, что привело бы к полному «облысению» инфузорий. На самом деле этого не происходит.

Время от времени у большинства инфузорий, в том числе и у туфелек, наблюдается особая и чрезвычайно своеобразная форма полового процесса, которая получила название **конъюгации**. Отметим самое главное в этом процессе. Конъюгация протекает следующим образом (рис. 79). Две инфузории сближаются, тесно прикладываются друг к другу брюшными сторонами и в таком виде плавают довольно длительное время вместе (у туфельки примерно в течение 12 ч при комнатной температуре). Затем конъюганты расходятся. Что же происходит в теле инфузории во время конъюгации? Сущность этих процессов сводится к следующему (рис. 79). Большое ядро (макронуклеус) разрушается и постепенно растворяется в цитоплазме. Микронуклеус, который является диплоидным ядром, сначала дважды делится. Эти деления мейотические. В результате мейоза в каждом из партнеров образуется по четыре гаплоидных ядра. Три из них разрушаются, а одно делится обычным митозом еще один раз. В каждом конъюганте, таким образом, возникает по два гаплоидных ядра. Одно из них остается на месте, там, где оно образовалось (**стационарное ядро**), а второе перемещается (**мигрирующее ядро**) в соседнего конъюганта, где сливается со стационарным ядром. Таким путем в каждом из конъюгантов образуется по одному **синкариону** — ядру, вновь обладающему диплоидным комплексом хромосом. Процесс слияния мигрирующего и стационарного ядер — это процесс оплодотворения.

И у многоклеточных существенный момент оплодотворения — слияние ядер половых клеток. У инфузорий половые клетки не образуются, имеются лишь половые ядра, которые и сливаются между собой. Таким образом происходит взаимное перекрестное оплодотворение.

Вскоре после образования синкариона конъюганты расходятся. По строению ядерного аппарата они на этой стадии еще очень существенно отличаются от обычных так называемых нейтральных (не конъюгирующих) инфузорий, так как у них имеется лишь по одному ядру. В дальнейшем за счет синкариона происходит восстановление нормального ядерного аппарата. Синкарион делится (один или несколько раз). Часть продуктов этого деления вследствие сложных преобразований, связанных с увеличением числа хромосом и обогащением хроматином, превращается в макронуклеусы. Во время этих преобразований хромосомы (все или только часть их) многократно умножаются, в результате чего *Ма* обогащается хроматином. Далее хроматин активно участвует в синтезе белка, обеспечивая быстрый рост и размножение инфузорий. *Ми* сохраняет диплоидный набор хромосом. В синтетических процессах клетки он участвует слабо и является как бы «сейфом», хранящим наследственную информацию вида, которая передается последующим бесполым поколениям в результате митоза. Таким образом, у инфузорий, обладающих ядерным дуализмом, функция ДНК распределяется между двумя ядрами. Одно из них (*Ма*) становится вегетативным ядром, активно участвующим в синтетических процессах в клетке, тогда как другое (*Ми*) сохраняет генеративную функцию и обеспечивает преемственность генетической информации.

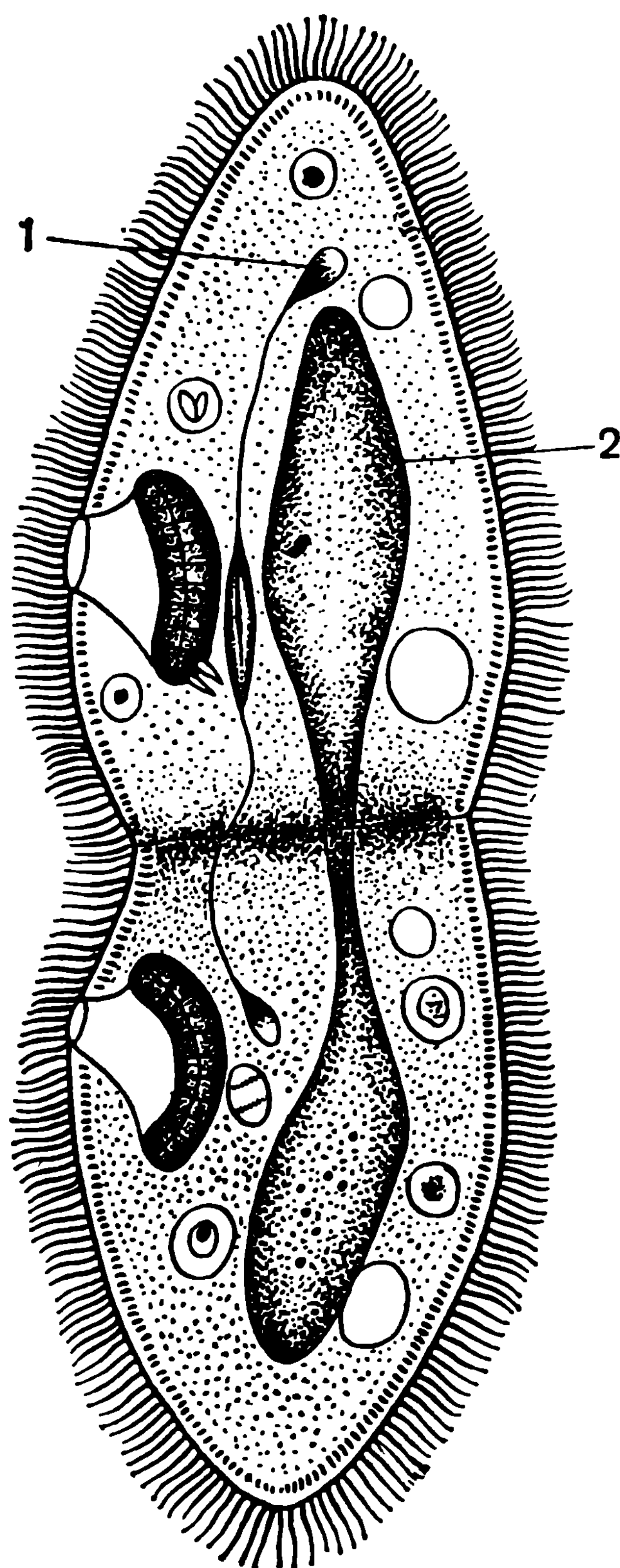


Рис. 78. Бесполое размножение путем поперечного деления инфузории туфельки (схематизировано):
1 — микронуклеус; *2* — макронуклеус.

В чем заключается биологическое значение конъюгации, какую роль играет она в жизни инфузорий? Во-первых, конъюгация, как и всякий другой половой процесс, при котором происходит объединение в одном организме двух наследственных начал (отцовского и материнского), ведет к повышению наследственной изменчивости, наследственного многообразия. Повышение наследственной изменчивости увеличивает приспособительные возможности организма к условиям окружающей среды. Во-вторых, вследствие конъюгации развивается новый макронуклеус за счет продуктов деления синкариона и одновременно с этим разрушается старый. Экспериментальные данные показывают, что именно макронуклеус играет исключительно важную роль в жизни инфузорий. Им контролируются все основные жизненные процессы и определяется важнейший из них — образование (синтез) белка, составляющего основную часть протоплазмы живой клетки. При длительном бесполом размножении путем деления происходит как бы своеобразный процесс «старения» макронуклеуса, а вместе с тем и всей клетки: снижается активность процесса обмена веществ, снижается темп деления. После конъюгации (в процессе которой, как мы видели, старый макронуклеус разрушается) происходит восстановление уровня обмена веществ и темпа деления.

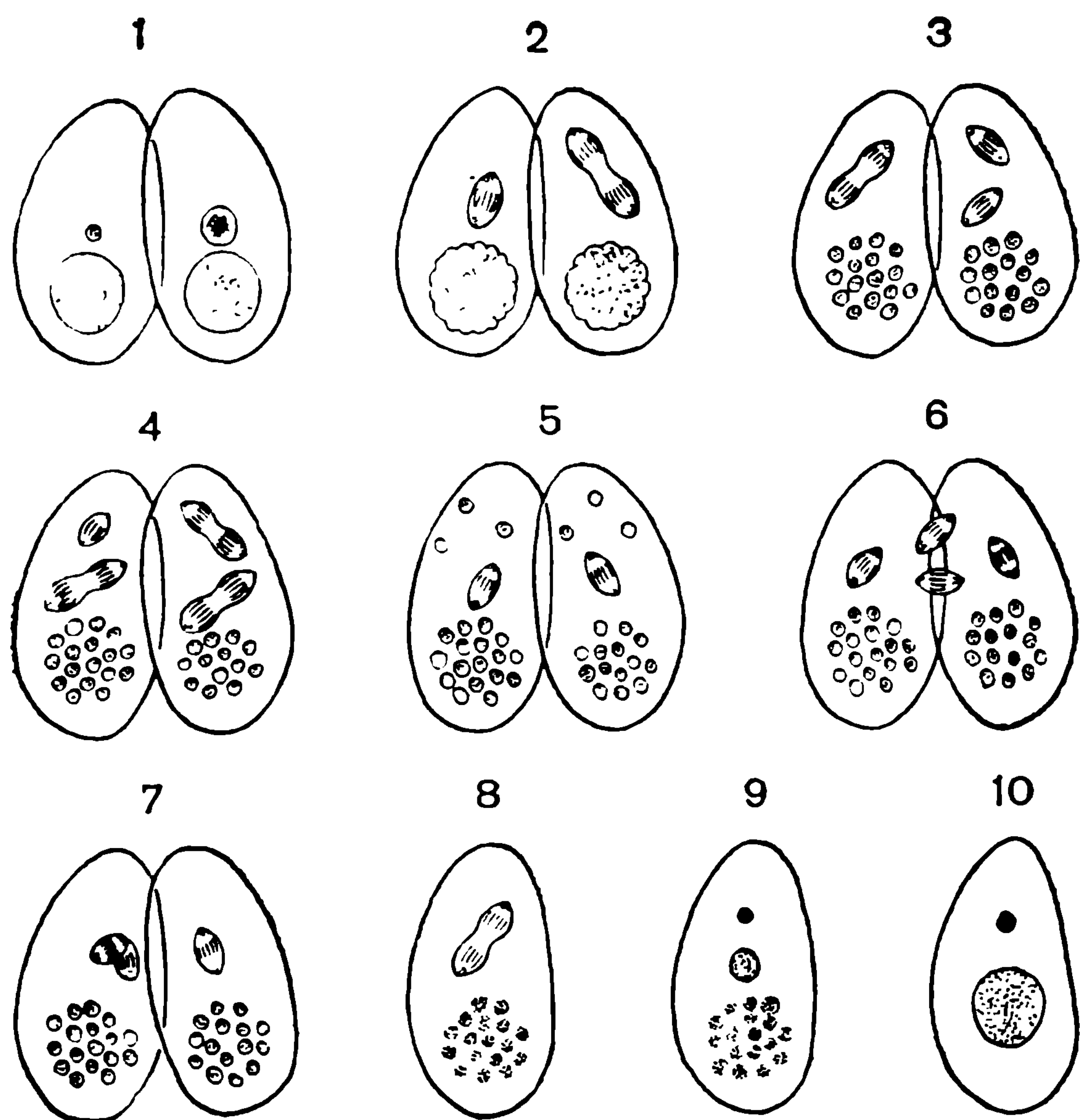


Рис. 79. Конъюгация инфузорий (схематизировано):

1 — две особи соединились брюшными сторонами, в каждой имеется один *Ми* и один *Ма*; *2* — *Ми* осуществляет первое деление; *3* — в левой особи *Ми* заканчивает первое деление, в правой оба ядра, образовавшиеся в результате деления, приступили ко второму делению, *Ма* распался на фрагменты; *4* — в каждой особи второе деление *Ми*; *5* — в каждой инфузории из образовавшихся в результате двух делений *Ми* четырех ядер три дегенерируют, по одному приступают к третьему делению; *6* — из двух ядер, образовавшихся после третьего деления *Ми*, одно переходит в партнера (мигрирующее ядро), другое остается на месте (стационарное ядро); *7* — мигрирующее и стационарное ядра сливаются (оплодотворение), образуя синкарион, на этой стадии конъюгирующие особи расходятся; *8* — синкарион делится; *9* — из двух ядер, образовавшихся в результате деления синкариона, одно ядро начинает расти, превращаясь в *Ма*, другое дает *Ми* (старый *Ма* окончательно растворяется в цитоплазме); *10* — реконструкция ядерного аппарата закончилась — имеется один *Ма* и один *Ми*.

Поскольку при конъюгации происходит процесс оплодотворения, который у большинства других организмов связан с размножением и появлением нового поколения, у инфузорий особь, образовавшуюся после конъюгации, тоже можно рассматривать как новое половое поколение, которое возникает здесь как бы за счет «омолаживания» старого.

Способ питания и пищеварения. Туфельки относятся к числу инфузорий, основную пищу которых составляют бактерии. Наряду с бактериями они могут заглатывать любые другие взвешенные в воде частицы независимо от их питательности. Околоротовые реснички создают непрерывный ток воды со взвешенными в ней частицами в направлении ротового отверстия, которое расположено в глубине перистома. Мелкие пищевые частицы (чаще всего бактерии) проникают через рот в небольшую трубковидную глотку и скапливаются на дне ее, на границе с эндоплазмой. Ротовое отверстие всегда открыто. Пожалуй, не будет ошибкой сказать, что инфузория туфелька — одно из самых прожорливых животных: она непрерывно питается. Этот процесс прерывается только в определенные моменты жизни, связанные с размножением и половым процессом.

Скопившийся на дне глотки пищевой комочек в дальнейшем отрывается от дна глотки и вместе с небольшим количеством жидкости поступает в эндоплазму, образуя пищеварительную вакуолю. Последняя не остается на месте своего образования, а, попадая в токи эндоплазмы, проделывает в теле туфельки довольно сложный и закономерный путь, называемый циклозом пищеварительной вакуоли (рис. 80). Во время этого довольно длительного (при комнатной температуре занимающего около часа) путешествия пищеварительной вакуоли внутри ее происходит ряд изменений, связанных с перевариванием находящейся в ней пищи. Из окружающей пищеварительную вакуолю эндоплазмы в нее поступают пищеварительные ферменты, которые воздействуют на пищевые частицы. Продукты переваривания пищи всасываются через стенку пищеварительной вакуоли в эндоплазму.

По ходу циклоза пищеварительной вакуоли в ней сменяется несколько фаз пищеварения. В первые моменты после образования вакуоли заполняющая ее жидкость мало отличается от жидкости окружающей среды. Вскоре начинается поступление из эндоплазмы в вакуолю пищеварительных ферментов и реакция среды внутри нее становится резко кислой. Это легко обнаружить, добавляя к пище какой-либо индикатор, цвет которого меняется в зависимости от реакции (кислой, нейтральной или щелочной) среды. В этой кислой среде проходят первые фазы пищеварения. Затем картина меняется и реакция внутри пищеварительных вакуолей становится слабощелочной. В этих условиях и протекают дальнейшие этапы внутриклеточного пищеварения. Кислая фаза обычно более короткая, чем щелочная; она длится примерно $^1/_6$—$^1/_4$ часть всего срока пребывания пищеварительной вакуоли в теле инфузории. Однако соотношение кислой и щелочной фаз может варьироваться в довольно широких пределах в зависимости от характера пищи.

Путь пищеварительной вакуоли в эндоплазме заканчивается тем, что она приближается к поверхности тела и через пелликулу содержимое ее, состоящее из жидкости и непереваренных остатков пищи, выбрасывается наружу — происходит дефекация. Этот процесс, в отличие от амеб, у которых дефекация может происходить в любом месте, у туфелек, как и у других инфузорий, строго приурочен к определенному участку тела, расположенному на брюшной стороне (брюшной условно называют ту поверхность животного, на которой помещается околоротовое углубление), примерно посередине между перистомом и задним концом тела.

Таким образом, внутриклеточное пищеварение представляет собой сложный процесс, слагающий-

ся из нескольких последовательно сменяющих друг друга фаз.

На примере инфузории туфельки мы познакомились с типичным представителем обширного типа инфузорий. Однако этот тип характеризуется чрезвычайным разнообразием видов как по строению, так и по образу жизни. Познакомимся ближе с некоторыми наиболее характерными и интересными формами.

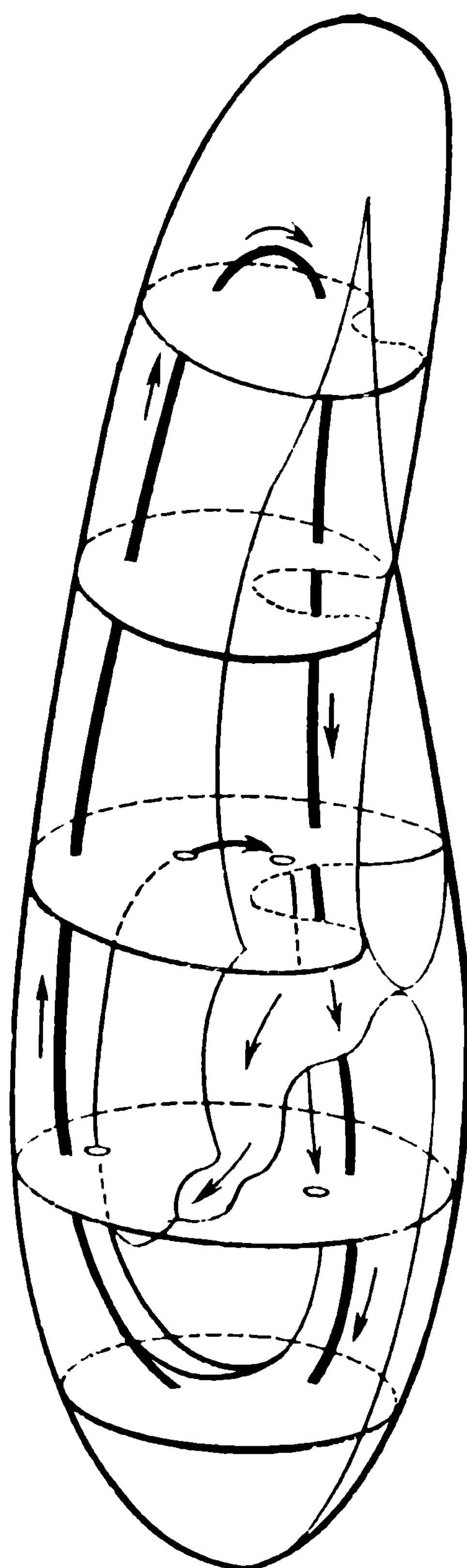


Рис. 80. Путь пищеварительной вакуоли (показан стрелками) в теле инфузории туфелькп.

ИНФУЗОРИЯ ТРУБАЧ (STENTOR)

В пресных водах очень часто встречаются виды крупных красивых инфузорий, относящихся к роду *трубачей* (Stentor). Это название соответствует форме тела животных, которая действительно напоминает трубу (рис. 81). Можно заметить одну особенность, которая не свойственна туфельке. При малейшем раздражении, в том числе механическом (например, постукивание карандашом по стеклу, где имеется капля воды с трубачами), тело их резко и очень быстро (в долю секунды) сокращается, принимая почти правильную шарообразную форму. Затем довольно медленно (через секунды) трубач расправляется, принимая характерную для него форму. Способность трубача быстро сокращаться обусловлена наличием особых мускульных волоконец, расположенных вдоль тела и в эктоплазме, т. е. и в одноклеточном организме может развиться мышечная система.

В роде трубачей имеются виды, ряд которых характеризуется яркой окраской. Очень обычен в пресных водах *голубой трубач* (Stentor coeruleus), окрашенный в ярко-голубой цвет. Эта окраска обусловлена тем, что в эктоплазме трубача расположены мельчайшие зерна синего пигмента.

Другой вид трубача (Stentor polymorphus) нередко окрашен в зеленый цвет. Зеленый цвет обусловлен тем, что в эндоплазме инфузории живут и размножаются одноклеточные зеленые водоросли, которые и придают телу трубача характерную окраску. Трубач и водоросли находятся во взаимно полезных симбиотических отношениях: трубач защищает водоросли, живущие в его теле, и снабжает их углекислым газом, образующимся в результате дыхания; со своей стороны, водоросли дают трубачу кислород, освобождающийся в процессе фотосинтеза. По-видимому, часть водорослей переваривается инфузорией, являясь пищей для трубача.

Трубачи медленно плавают в воде широким концом вперед. Но они могут также временно прикрепляться к субстрату задним узким концом тела, на котором при этом образуется небольшая присоска.

В теле трубача можно различить расширяющийся сзади наперед туловищный отдел и почти перпендикулярно к нему расположенное широкое околоротовое (перистомальное) поле. Это поле напоминает асимметричную плоскую воронку, с одного края которой имеется углубление — г л о т к а, ведущая в эндоплазму инфузории. Тело трубача покрыто продольными рядами коротких ресничек. По краю перистомального поля по кругу располагается мощно развитая околоротовая (а д о р а л ь н а я) зона мембранелл (рис. 81). Эта зона состоит из большого числа отдельных мерцательных пластинок, каждая из которых слагается из множества слипшихся друг с другом, расположенных двумя тесно сближенными рядами ресничек.

В области ротового отверстия околоротовые мембранеллы заворачивают в сторону глотки, образуя левозакрученную спираль. Ток воды, вызываемый колебанием околоротовых мембранелл, направлен в сторону ротового отверстия (в глубину воронки, образуемой передним концом тела). Вместе с водой в глотку попадают и пищевые частицы. Пищевые объекты у трубача разнообразнее, чем у туфельки. Наряду с бактериями он поедает мелких простейших (например, жгутиковых), одноклеточные водоросли и т. п.

У трубача хорошо развита сократительная вакуоля, имеющая своеобразное строение. Центральный резервуар расположен в передней трети тела, несколько ниже ротового отверстия. От него отходят два длинных приводящих канала. Один из них идет от резервуара к заднему концу тела, второй расположен в области перистомального поля параллельно околоротовой зоне мембранелл.

Очень своеобразно устроен ядерный аппарат трубача. Макронуклеус здесь поделен на ч е т к и (их около 10), связанные друг с другом тонкими перемычками. Микронуклеусов несколько. Они очень мелкие и обычно тесно прилегают к четкам макронуклеуса (рис. 81).

Многочисленными опытами была доказана высокая регенеративная способность трубачей. Если тонким скальпелем инфузорию разрезать на множество частей, то каждая из них через короткое время (несколько часов, иногда сутки и более) превратится в пропорционально построенного маленького трубача, который затем в результате энергичного питания достигнет типичного для

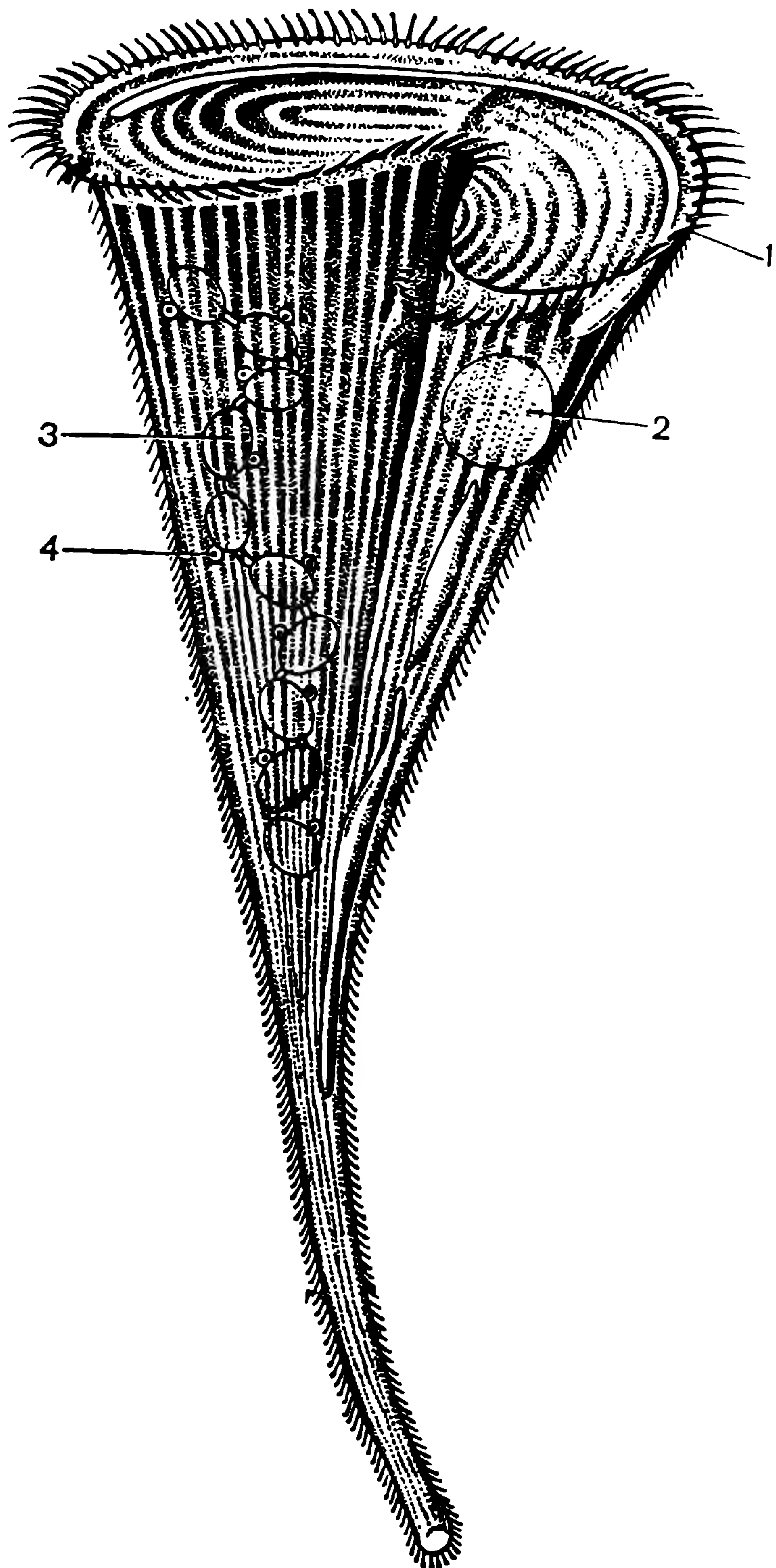


Рис. 81. Инфузория трубач (Stentor coeruleus) в расправленном состоянии:

1 — околоротовая (адоральная) зона мембранелл; *2* — сократительная вакуоль, состоящая из резервуара и двух приводящих каналов; *3* — макронуклеус; *4* — микронуклеус.

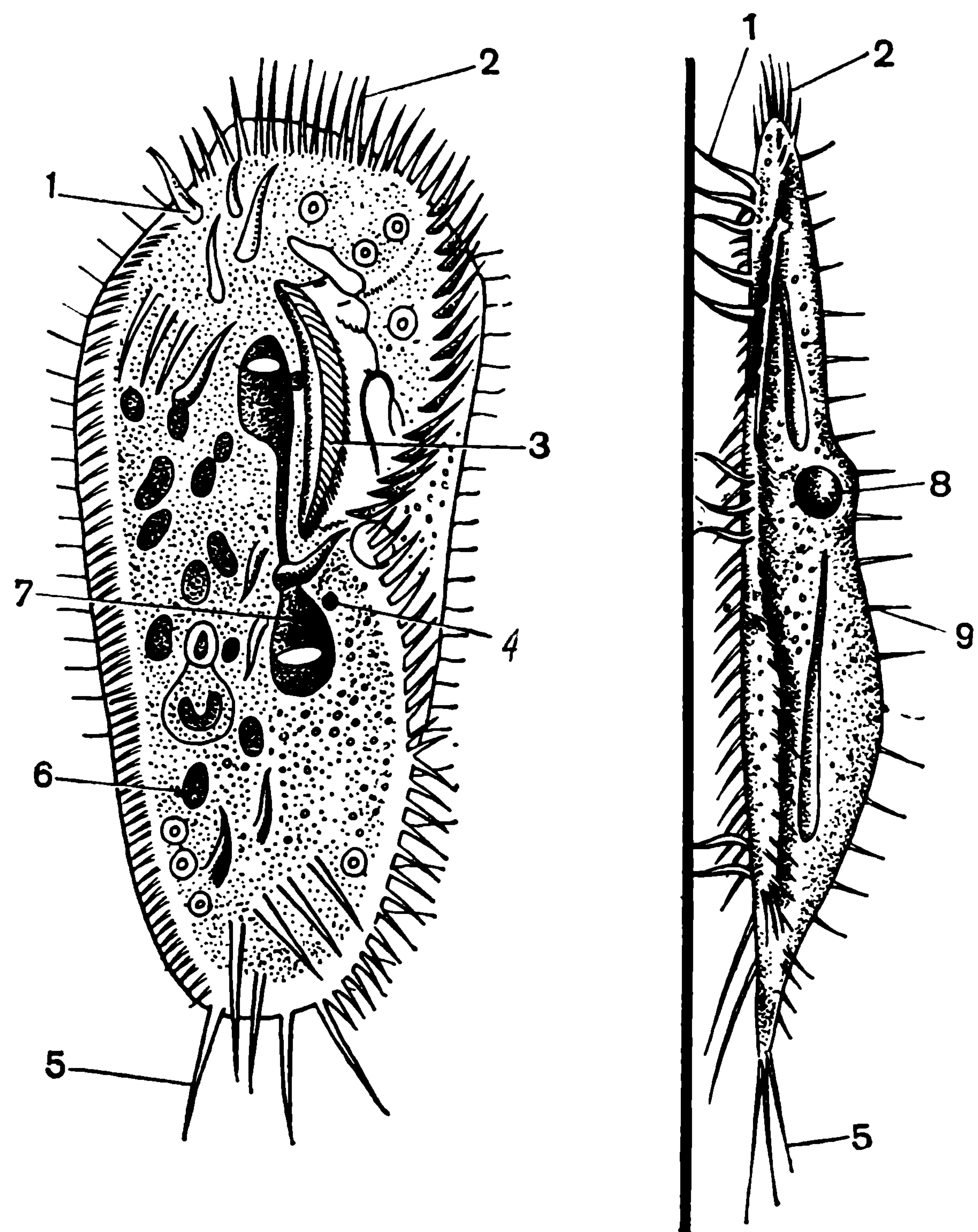


Рис. 82. Брюхоресничная инфузория Stylonichia mytilus.

Слева — вид с брюшной стороны; *справа* — вид сбоку: *1* — брюшные цирры; *2* — мембранеллы адоральной зоны; *3* — перистом с околоротовыми ресничками и мембраной; *4* — микронуклеус; *5* — хвостовые (каудальные) цирры; *6* — пищевые вакуоли; *7* — макронуклеус; *8* — сократительная вакуоль; *9* — спинные щетинки.

данного вида размера. Для завершения восстановительных процессов в регенерирующем кусочке должен быть хотя бы один сегмент четковидного макронуклеуса.

Трубач, как мы видели, обладает разными ресничками: с одной стороны короткими, покрывающими все тело, а с другой — околоротовой зоной мембранелл. В соответствии с этой характерной чертой строения отряд инфузорий, к которому относится трубач, получил название *разноресничных инфузорий* (Heterotricha).

СТИЛОНИХИЯ (STYLONICHIA MYTILUS)

Очень сложно и разнообразно дифференцированный ресничный аппарат имеют инфузории, относящиеся к отряду *брюхоресничных* (Hypotricha), многочисленные виды которых обитают как в пресной, так и в морской воде. Одним из наиболее обычных, часто встречающихся представителей этой интересной группы можно назвать *стилонихию* (Stylonichia mytilus). Это довольно крупная инфузория (длина до 0,3 мм), живущая на дне пресноводных водоемов, на водной растительности (рис. 82). В отличие от туфельки и трубача, у стилонихии отсутствует сплошной ресничный покров, а весь ресничный аппарат представлен ограниченным числом строго определенно расположенных ресничных образований.

Тело стилонихии (как и большинства других брюхоресничных инфузорий) сильно сплющено в спинно-брюшном направлении, и у нее ясно различимы спинная и брюшная стороны, передний и задний концы. Спереди тело несколько расширено, сзади — сужено. При рассматривании животного с брюшной стороны ясно видно, что в передней трети слева расположен сложно устроенный перистом и ротовое отверстие.

На спинной стороне довольно редко расположены реснички, которые не способны к биению. Их скорее можно назвать тонкими эластичными щетинками. Они неподвижны и не имеют отношения к функции движения. Им приписывают обычно осязательную, чувствительную, функцию.

Все ресничные образования, связанные с движением и захватом пищи, сосредоточены на брюшной стороне животного (рис. 82). Здесь имеется небольшое количество толстых пальцевидных образований, расположенных несколькими группами. Это брюшные цирры. Каждая из них — сложное ресничное образование, результат тесного соединения (слипания) многих десятков отдельных ресничек. Таким образом, цирры — это как бы кисточки, отдельные волоски которых тесно сближены и соединены между собой.

При помощи цирр животное быстро передвигается, «бегает» по субстрату. Кроме «ползания» и «бегания» по субстрату стилонихия способна производить довольно резкие и сильные скачки, сразу отрываясь при этом от субстрата. Резкие движения осуществляются при помощи двух мощных хвостовых цирр (рис. 82), которые в обычном «ползании» участия не принимают.

По краю тела, справа и слева, расположены два ряда краевых цирр. С правого края животного они проходят вдоль всего тела, с левого — доходят лишь до области перистома. Эти ресничные образования служат для поступательного движения животного, когда оно оторвано от субстрата и свободно плавает в воде.

Сложно устроен также ресничный аппарат, связанный с функцией питания. Мы видели уже, что околоротовое углубление (перистом), на дне которого помещается ротовое отверстие, ведущее в глотку, расположен в передней половине животного слева. По левому краю начиная с самого переднего конца тела проходит сильно развитая зона околоротовых (адоральных) мембранелл. Своим биением они направляют ток воды в сторону ротового отверстия. Кроме того, в области перистомального углубления расположены еще три сократимые перепонки (мембраны), внутренними концами заходящие в глотку, и ряд особых околоротовых ресничек (рис. 82). Весь этот сложный аппарат служит для улавливания и направления пищи в ротовое отверстие.

Стилонихия относится к числу простейших с очень широким диапазоном пищевых объектов. Ее можно назвать всеядным животным. Она может питаться, как и туфелька, бактериями. В число ее пищевых объектов входят жгутиконосцы, одноклеточные водоросли (нередко диатомовые). Стилонихия может быть и хищником, нападая на другие, более мелкие виды инфузорий. (Способность поглощать различную пищу свойственна большинству инфузорий, однако среди них есть и такие виды, которые строго специализированы.)

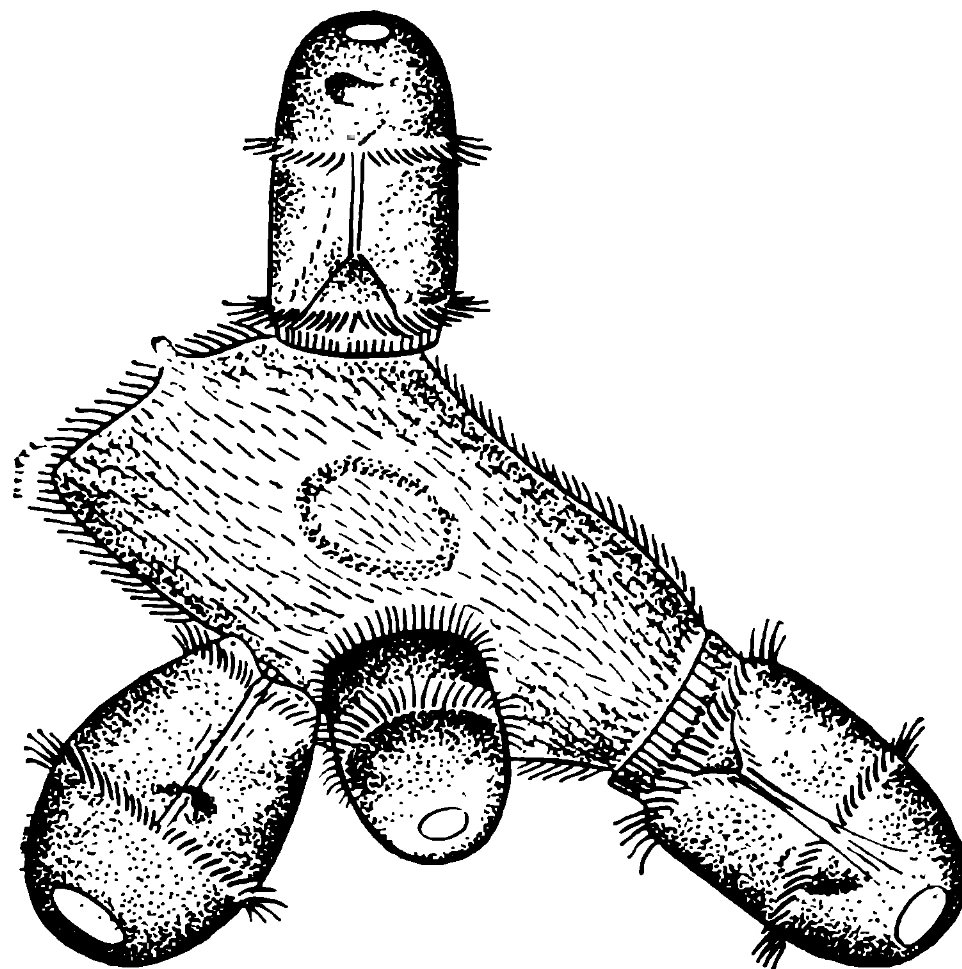


Рис. 83. Инфузории дидинии (Didinium nasutum), пожирающие инфузорию туфельку.

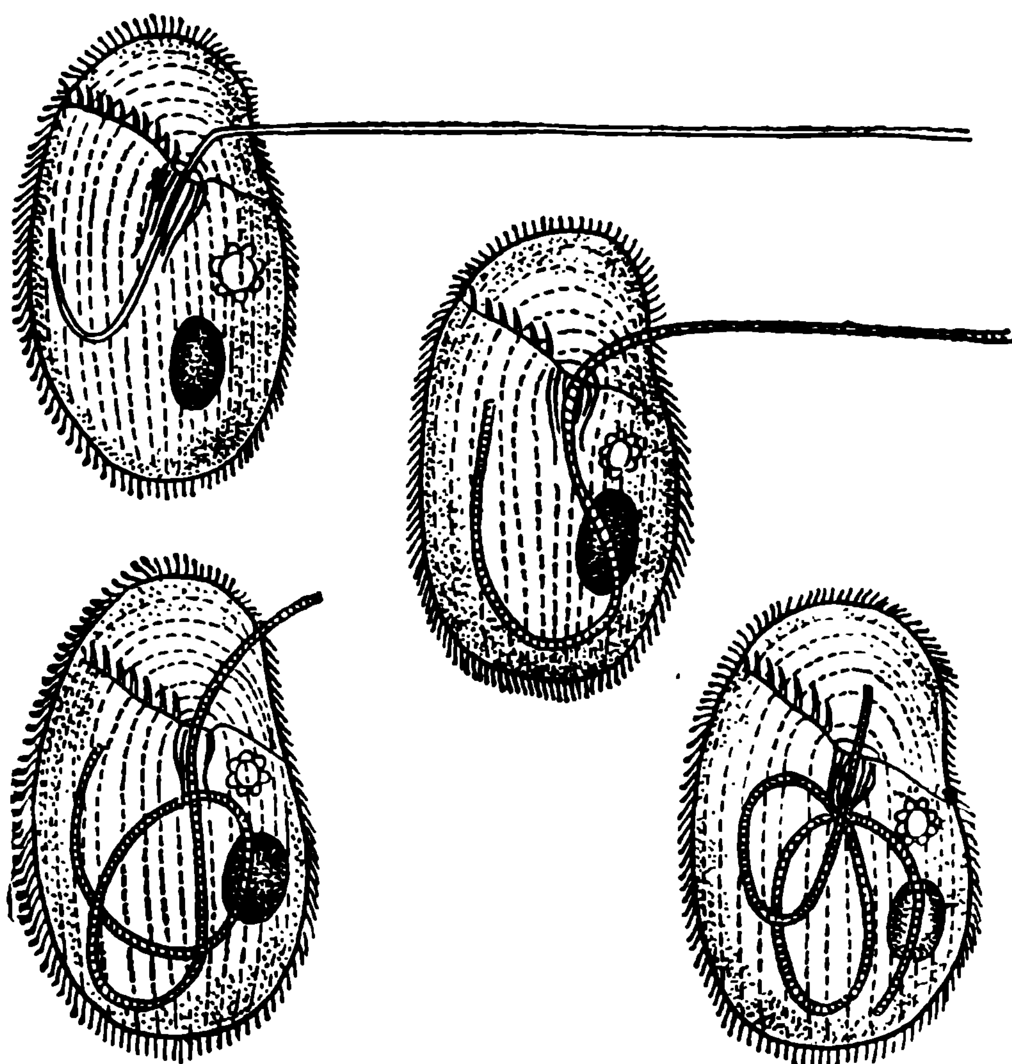


Рис. 84. Последовательные стадии заглатывания инфузорией Nassula нити сине-зеленой водоросли.

У стилонихии имеется сократительная вакуоля. Она состоит из центрального резервуара, расположенного у левого заднего конца перистома, и одного направленного назад приводящего канала.

Ядерный аппарат, как всегда у инфузорий, состоит из *Ма* и *Ми*. Макронуклеус слагается из двух половинок, соединенных тонкой перетяжкой; микронуклеусов два, они расположены непосредственно около обеих половинок *Ма*.

ИНФУЗОРИИ-ХИЩНИКИ

Среди инфузорий есть хищники, которые очень «разборчивы» в отношении своей жертвы. Приме-

ром может служить инфузория *дидиний* (Didinium nasutum). Дидиний — относительно небольшая инфузория, длиной в среднем около 0,1—0,15 мм. Передний конец вытянут в виде хоботка, на конце которого помещается ротовое отверстие. Ресничный аппарат представлен двумя венчиками ресничек (рис. 83). Дидиний быстро плавает в воде, часто меняя направление движения. Предпочитаемая пища дидиниев — инфузории туфельки. В данном случае хищник оказывается меньше своей жертвы. Дидиний внедряется в добычу хоботком, а затем, постепенно все более расширяя ротовое отверстие, проглатывает туфельку целиком! В хоботке имеется особый, так называемый палочковый аппарат. Он состоит из ряда эластичных прочных палочек, располагающихся в цитоплазме по периферии хоботка. Предполагают, что этот аппарат увеличивает прочность стенок хоботка, который не разрывается при проглатывании такой огромной по сравнению с дидинием добычи, как туфелька. Дидиний — пример крайнего случая хищничества среди простейших. Если сравнить заглатывание дидинием добычи — туфельки — с хищничеством у высших животных, то аналогичные примеры найти трудно.

Дидиний, проглотивший парамецию, очень сильно раздувается. Процесс переваривания протекает очень быстро, при комнатной температуре он занимает всего около 2 ч. Затем непереваренные остатки выбрасываются наружу, и дидиний начинает охотиться за очередной жертвой. Суточный рацион дидиния составляет 12 туфелек — поистине колоссальный аппетит! Исследования последних лет показали, что ведущую роль при обнаружении пищи играют химические раздражители, т. е. вещества, которые выделяют пищевые объекты. Очевидно, хищные инфузории обладают расположенной в пелликуле системой хеморецепторов, которые помогают им находить и улавливать добычу. В промежутках между очередными охотами дидинии иногда делятся. При недостатке пищи они очень легко инцистируются и так же легко выходят из цист.

РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ ИНФУЗОРИИ

Гораздо реже, чем хищничество, встречается среди инфузорий чистое вегетарианство — питание исключительно растительной пищей. Одним из примеров инфузорий-вегетарианцев могут служить представители рода *нассула* (Nassula). Объект их питания — нитчатые сине-зеленые водоросли (рис. 84).

Они проникают в эндоплазму через рот, расположенный сбоку, а затем закручиваются инфузорией в плотную спираль, которая постепенно переваривается. Пигменты водорослей частично поступают в цитоплазму инфузории и окрашивают ее в яркий темно-зеленый цвет.

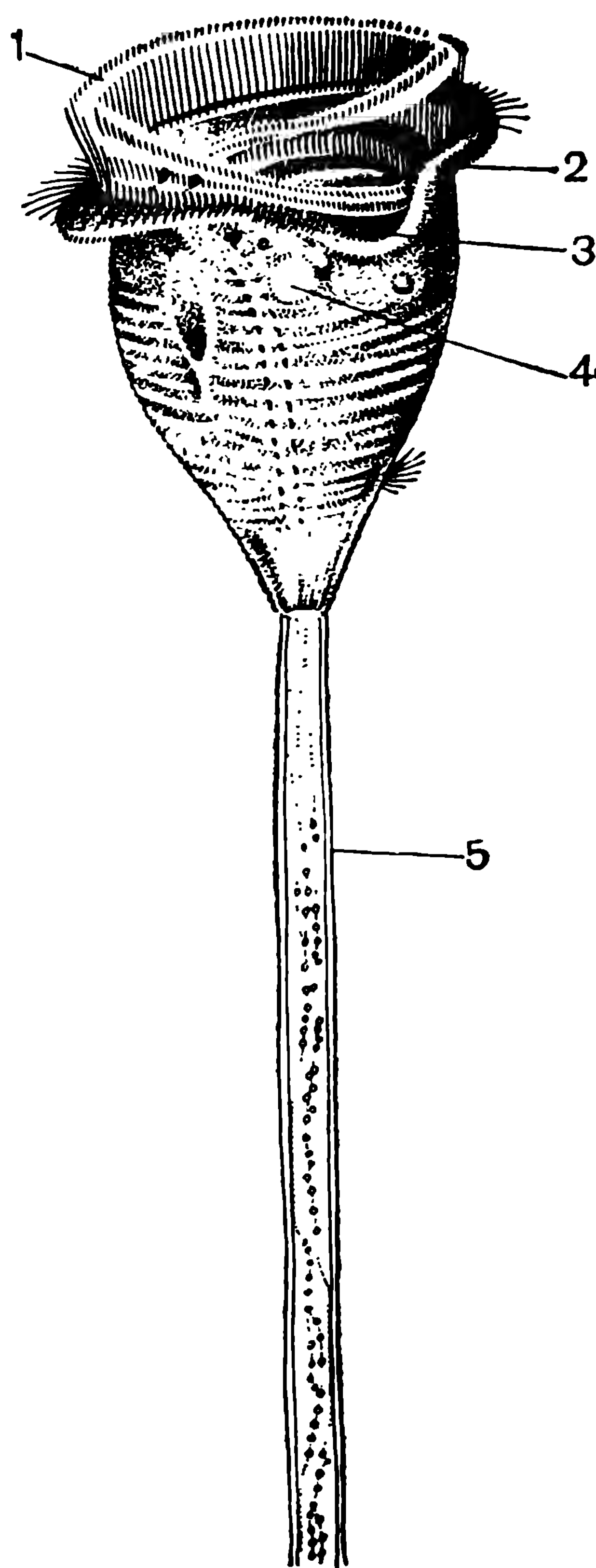


Рис. 85. Кругоресничная инфузория Vorticella:
1 — мерцательные (ундулирующие) мембраны; *2* — перистомальный валик; *3* — углубление ротовой воронки; *4* — сократительная вакуоль; *5* — стебелек.

КРУГОРЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ (PERITRICHA)

Интересную и довольно большую по числу видов группу инфузорий составляют сидячие, прикрепленные к субстрату формы, образующие отряд *кругоресничных* (Peritricha). Широко распространенными представителями этой группы являются *сувойки* (виды рода Vorticella).

Строение. Сувойки напоминают изящный цветок вроде колокольчика или ландыша, сидящий на длинном стебельке, который прикреплен к субстрату. Большую часть жизни сувойка проводит в прикрепленном к субстрату состоянии.

Рассмотрим строение тела инфузории. У разных видов их размеры варьируют в довольно широких пределах (примерно до 150 мкм). Ротовой диск (рис. 85) расположен на расширенном переднем участке тела, которое совершенно лишено ресничек. Ресничный аппарат расположен лишь по краю ротового (перистомального) диска (рис. 85) в особой бороздке, снаружи от которой образуется валик (перистомальная губа). По краю валика идут три мерцательные мембраны, из которых две расположены вертикально, одна (наружная) — горизонтально. Они образуют несколько больше одного полного оборота спирали. Эти мембраны находятся в постоянном мерцательном движении, направляя ток воды к ротовому отверстию. Ротовой аппарат начинается глубокой воронкой у края перистомального поля (рис. 85), в глубине которой располагается ротовое отверстие, ведущее в короткую глотку. Сувойки, так же как и туфельки, питаются бактериями. Их ротовое отверстие постоянно открыто, и возникает непрерывный ток воды в направлении рта.

Одна сократительная вакуоля без приводящих каналов расположена недалеко от ротового отверстия. Макронуклеус имеет лентовидную или кол-

басовидную форму, к нему тесно примыкает единственный маленький микронуклеус.

Сувойка способна резко сокращать стебелек, который в долю секунды закручивается штопором. Одновременно с этим сокращается и тело инфузории: перистомальный диск и мембраны втягиваются внутрь и весь передний конец замыкается.

Размножение. Естественно возникает вопрос: поскольку сувойки прикреплены к субстрату, как осуществляется их расселение по водоему? Это происходит благодаря образованию свободноплавающей стадии — б р о д я ж к и. На заднем конце тела инфузории возникает венчик ресничек (рис. 86). Одновременно перистомальный диск втягивается внутрь и инфузория отделяется от стебелька. Образовавшаяся бродяжка способна плавать в течение нескольких часов. Затем события разыгрываются в обратном порядке: инфузория прикрепляется к субстрату задним концом, вырастает стебелек, редуцируется задний венчик ресничек, на переднем конце расправляется перистомальный диск, начинают работать адоральные мембраны. Образование бродяжек у сувойки нередко связано с процессом бесполого размножения. Инфузория на стебельке делится, причем одна из дочерних особей (а иногда и обе) становится бродяжкой и уплывает.

Как же осуществляется характерная для инфузорий форма полового процесса — конъюгация? К началу полового процесса бродяжки, активно двигаясь, ползают в течение некоторого времени по колонии, а затем вступают в конъюгацию с крупными нормальными сидячими особями колонии. Таким образом, здесь происходит дифференцировка конъюгантов на две группы особей: мелкие, подвижные (микроконъюганты) и более крупные, неподвижные (макроконъюганты). Дифференцировка конъюгантов на две категории, из которых одна (микроконъюганты) подвижная, явилась необходимым приспособлением к сидячему образу жизни. Без этого нормальный ход полового процесса (конъюгация) не мог быть, очевидно, обеспечен.

Колониальность. Среди сидячих инфузорий, относящихся к отряду кругоресничных, лишь относительно немногие виды вроде рассмотренных выше сувоек — одиночно живущие формы. Большая часть относящихся сюда видов — организмы колониальные.

Обычно колониальность возникает в результате не вполне завершенного бесполого или вегетативного размножения. Образующиеся в результате размножения особи в большей или меньшей степени сохраняют связь друг с другом и все вместе образуют органическую индивидуальность высшего порядка, объединяющую большие количества отдельных особей, которая и получает название к о л о н и и (с колониальными организ-

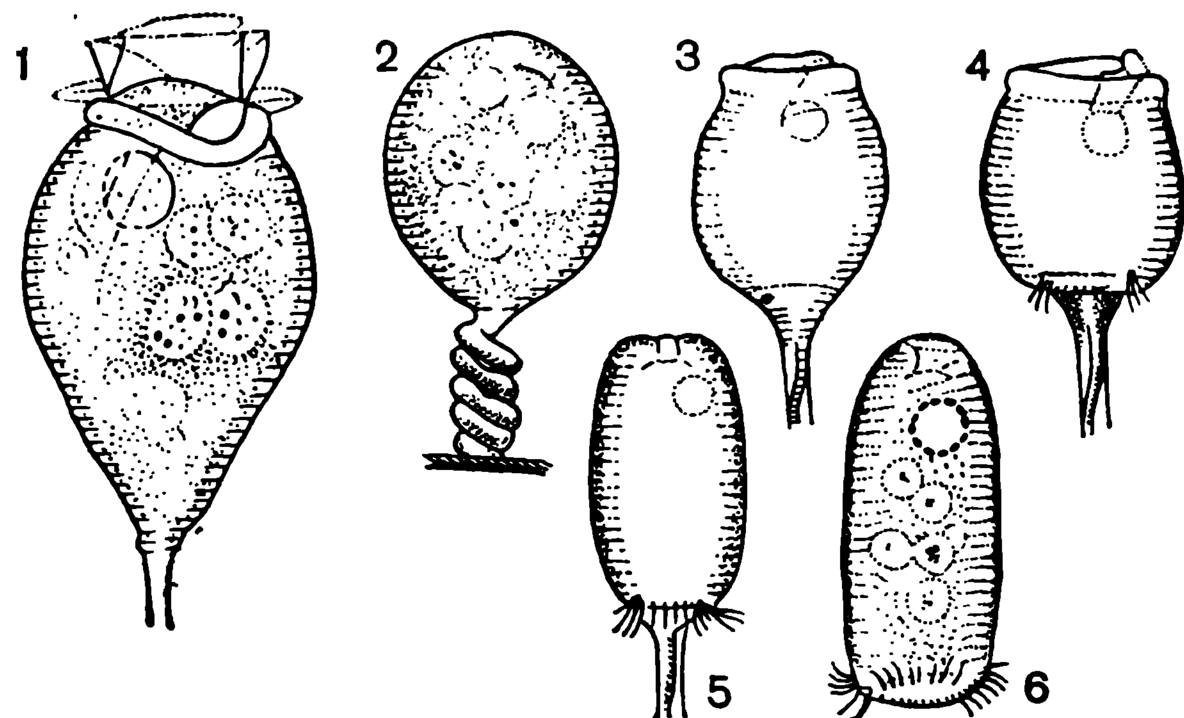
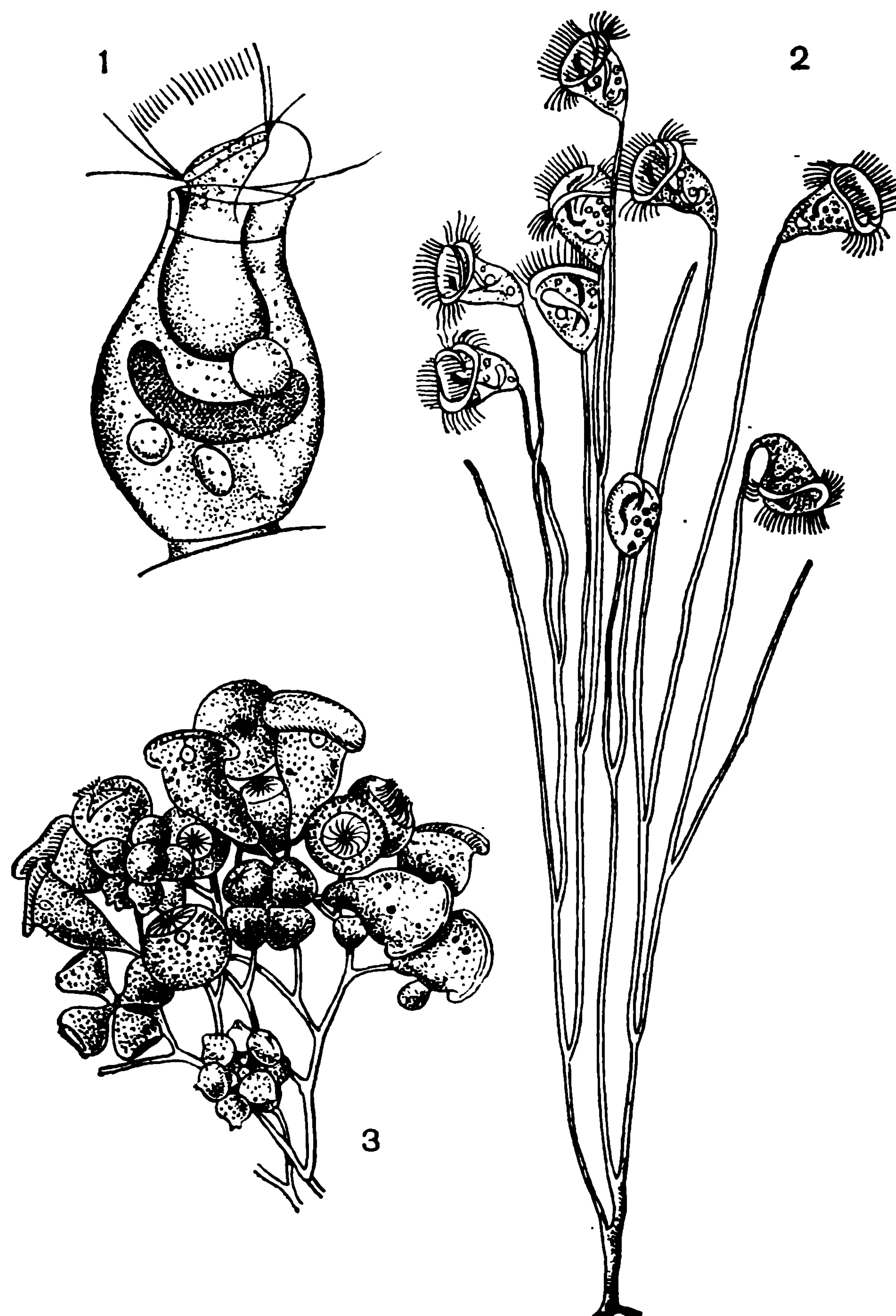


Рис. 86. Кругоресничная инфузория Vorticella microstoma:

1 — инфузория с расправленным передним концом, несущим ротовой аппарат; 2 — инфузория с сократившимся стебельком и втянутым передним концом; 3—6 — последовательные стадии образования бродяжки.

Рис. 87. Разные представители кругоресничных инфузорий:

1 — Pyxidium ventriosa, не образующие колоний; 2 — колония Carchesium polypinum; 3 — участок колонии Campanella umbellaria.



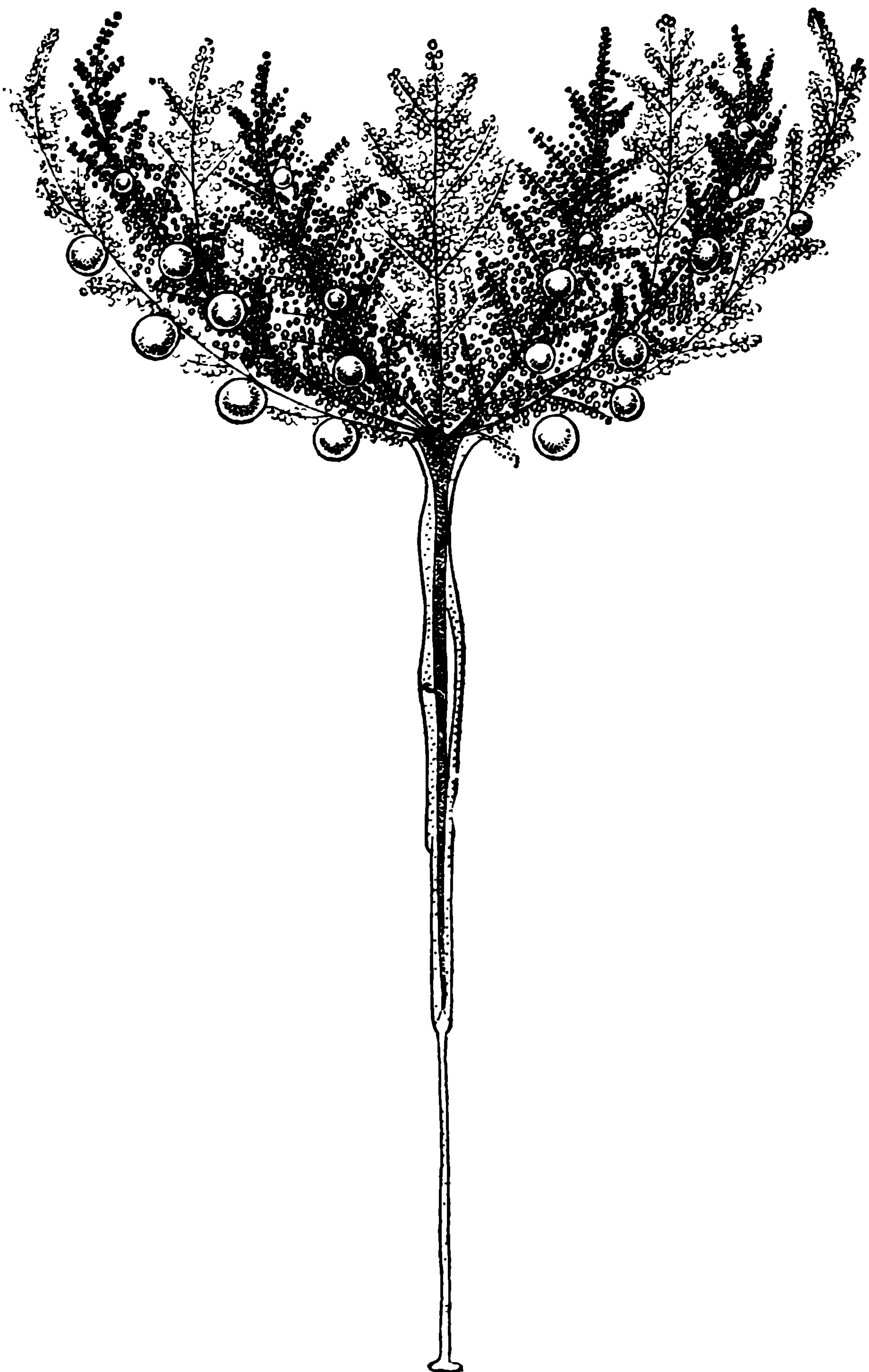


Рис. 88. Общий вид колонии Zoothamnium arbuscula.
На ветвях колонии множество мелких особей и крупные особи-расселительницы (макрозоиды).

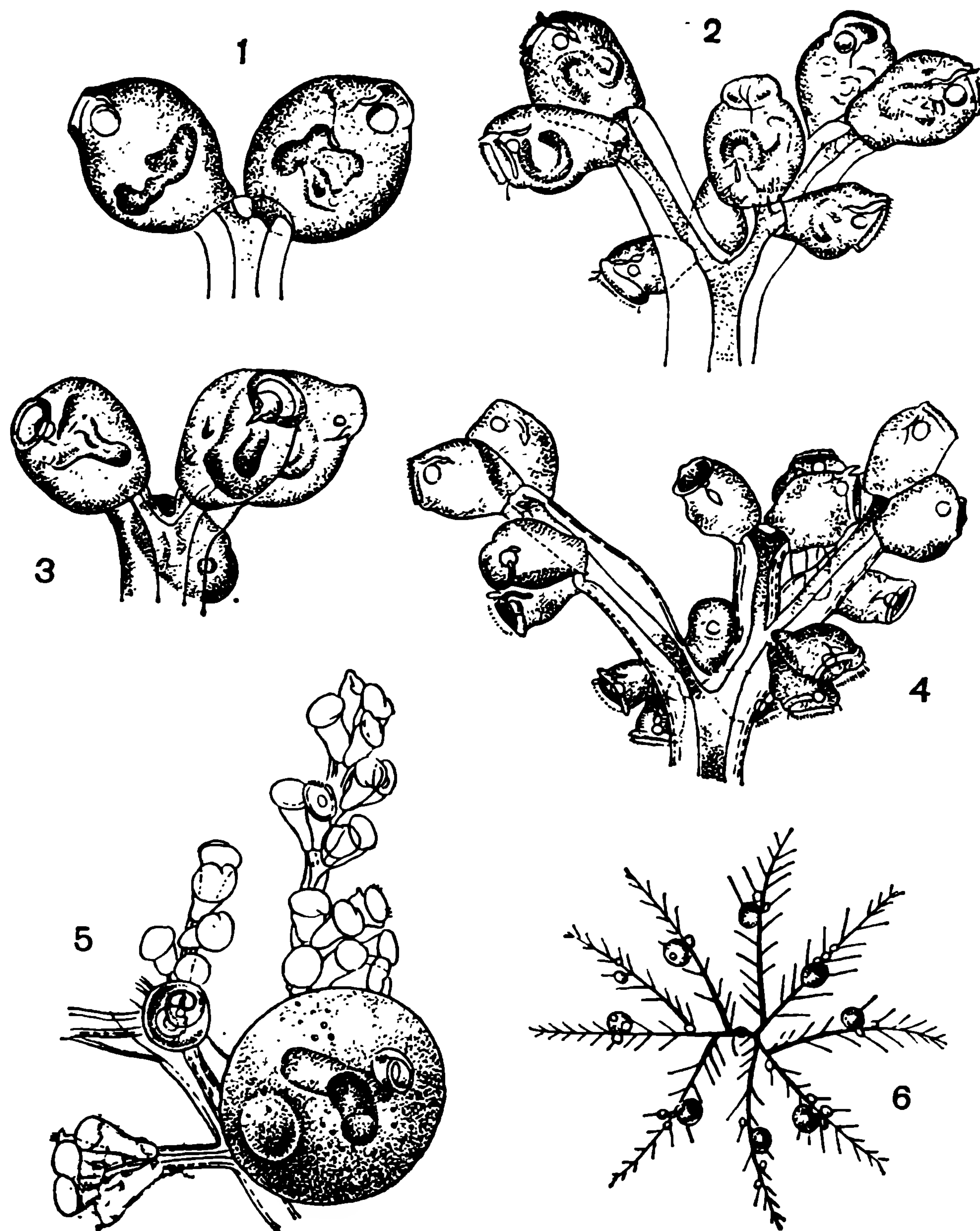


Рис. 89. Развитие и строение колонии Zoothamnium arbuscula:
1—4 — последовательные стадии развития (2-, 4-, 8-, 16-клеточные стадии); 5 — небольшой участок колонии с микрозоидами и двумя макрозоидами (один макрозоид в начале роста, второй выросший, готовый к отделению от колонии); 6 — схема расположения девяти ветвей колонии (видны места образования макрозоидов).

мами мы уже познакомились на примере жгутиконосцев, с. 67).

Колонии кругоресничных инфузорий образуются в результате того, что разделившиеся особи не превращаются в бродяжек, а сохраняют связь друг с другом при помощи стебельков (рис. 87). При этом основной стебелек колонии, так же как и его первые разветвления, не может быть отнесен ни к одной из особей, а принадлежит всей колонии в целом. Иногда колония состоит лишь из небольшого числа особей, у других же видов инфузорий число отдельных особей колонии может достигать нескольких сотен. Однако рост любой колонии не беспределен. По достижении характерных для данного вида размеров колония перестает увеличиваться и образующиеся в результате деления особи развивают венчик ресничек, становятся бродяжками и уплывают, давая начало новым колониям.

Колонии кругоресничных инфузорий бывают двух типов. У одних стебелек колонии несократим: при раздражении сокращаются лишь отдельные особи колонии, втягивая перистом, вся же колония в целом не претерпевает изменений (к такому типу колоний относятся, например, роды Epistylis, Opercularia). У других (например, род Carchesium) стебелек всей колонии способен сокращаться, так как цитоплазма проходит внутри всех веточек и связывает между собой всех особей колонии. При раздражении таких колоний они сокращаются целиком. Вся колония в данном случае реагирует как единое целое.

Среди всех колониальных кругоресничных инфузорий особый интерес представляет, пожалуй, *зоотамний* (Zoothamnium arbuscula). Колонии этой инфузории отличаются особенной правильностью строения. Кроме того, в пределах колонии здесь намечается интересное биологическое явление полиморфизма.

Колония зоотамния имеет вид зонтика. На одном, главном, стебельке колонии располагаются вторичные ветви (рис. 88). Размер взрослой

колонии 2—3 мм, так что они хорошо видны простым глазом. Живут зоотамнии в небольших прудах с чистой водой. Колонии их обычно находят на подводных растениях, чаще всего на элодее.

Стебельки колонии зоотамния обладают сократимостью, так как сократимая цитоплазма проходит через все ветви колонии, за исключением базальной части главного стебелька. При сокращении, которое происходит очень быстро и резко, вся колония собирается в комочек.

Для зоотамния характерно строго закономерное расположение ветвей. К субстрату прикрепляется один главный стебелек. От верхней части его в плоскости, перпендикулярной к стебельку, отходит девять главных ветвей колонии, строго закономерно расположенных друг относительно друга (рис. 89, *6*). От этих ветвей отходят вторичные веточки, на которых сидят отдельные особи колонии. На каждой вторичной веточке может быть до 50 инфузорий. Общее количество особей в составе колонии достигает 2—3 тыс.

Большая часть особей колонии по строению напоминает небольших одиночных сувоек, размером 40—60 мкм. Но кроме мелких особей, которые называются м и к р о з о и д а м и, на взрослых колониях, примерно на середине главных ветвей, развиваются особи совершенно другого вида и размера (рис. 89, *5*). Это крупные шаровидные особи диаметром 200—250 мкм, превосходящие по массе объем микрозоида в сотню и более раз. Крупные особи получили название м а к р о з о и д о в. По строению они существенно отличаются от мелких особей колонии. Перистом у них не выражен: он втягивается внутрь и не функционирует. Макрозоид с самого начала развития из микрозоида перестает самостоятельно принимать пищу. У него отсутствуют пищеварительные вакуоли. Растет макрозоид, очевидно, благодаря веществам, поступающим через цитоплазматические мостики, соединяющие между собой всех особей колонии. В участке тела макрозоида, которым он прикрепляется к стебельку, имеется скопление особых зернышек (гранул), которые, как увидим, в его дальнейшей судьбе играют существенную роль. Что же представляют собой эти крупные шаровидные макрозоиды, какова их биологическая роль в жизни колонии зоотамния? Макрозоиды — это будущие бродяжки, из которых развиваются новые колонии. Достигнув предельного размера, макрозоид развивает венчик ресничек, отделяется от колонии и уплывает. Его форма при этом несколько меняется: из шаровидного он становится коническим. Через некоторое время бродяжка прикрепляется к субстрату всегда той стороной, на которой расположена зернистость. Сразу же начинается образование и рост стебелька, причем на построение стебелька затрачиваются гранулы, которые локализованы на заднем конце бродяжки. По мере роста стебелька зернистость исчезает. После того как стебелек достигнет окончательной, характерной для зоотамния длины, начинается ряд быстро следующих друг за другом делений, ведущих к образованию колонии. Деления эти совершаются в строго определенной последовательности (рис. 89). Обратим внимание, что во время первых делений бродяжки зоотамния при развитии колонии у образующих особей перистом и рот не функционируют. Питание начинается позже, когда молодая колония состоит уже из 12—16 особей. Таким образом, все первые стадии развития колонии осуществляются исключительно благодаря запасам, которые образовались в теле макрозоида в период его роста и развития на материнской колонии. Существует бесспорное сходство между развитием бродяжки зоотамния и развитием яйца у многоклеточных животных. Это сходство выражается в том, что развитие в обоих случаях осуществляется с использованием ранее накопленных запасов, без поступления пищи из внешней среды.

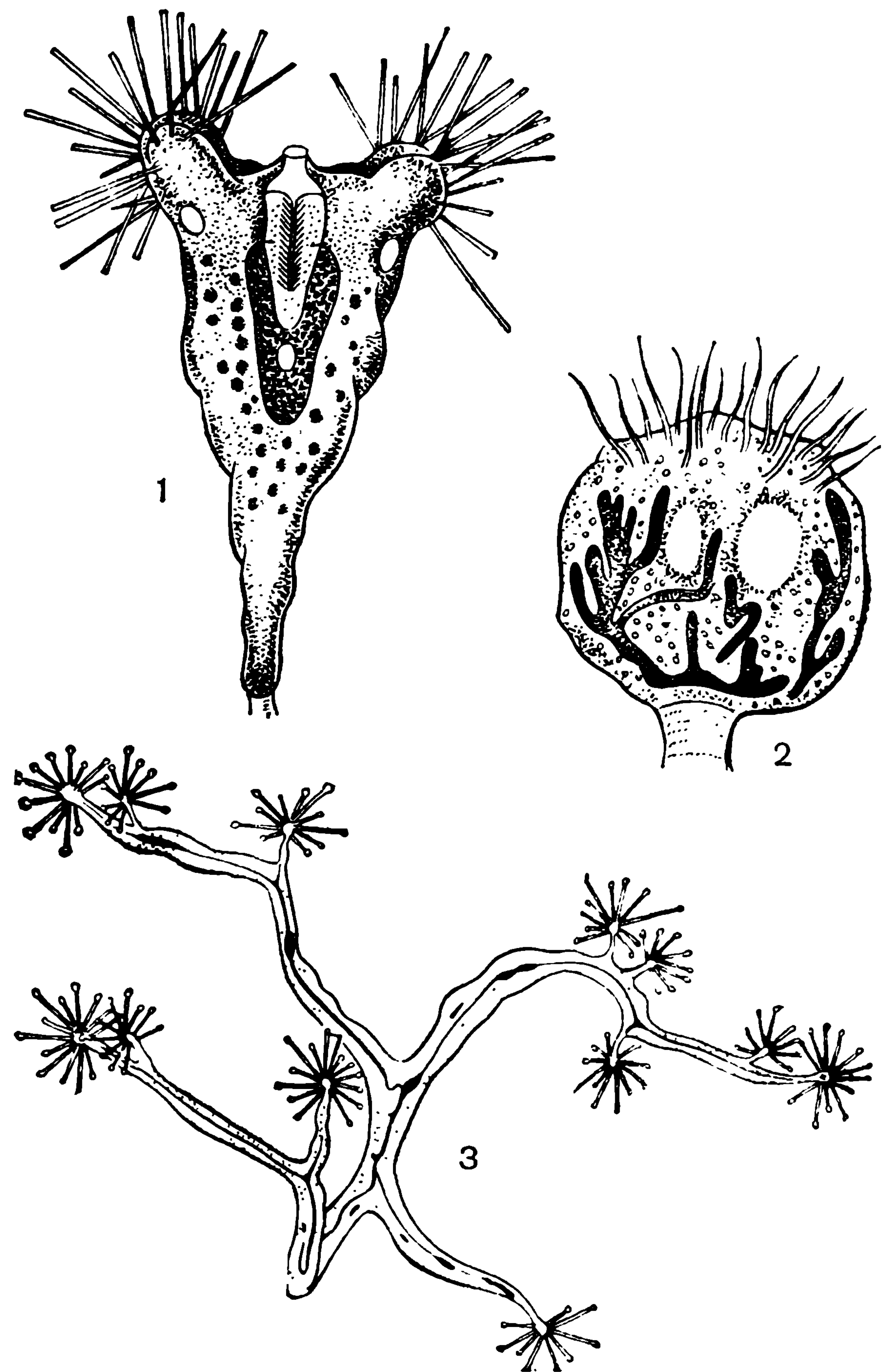


Рис. 90. Разные виды сосущих инфузорий:

1 — Tokophrya quadripartita, щупальца расположены четырьмя пучками; *2* — Ephelota gemmipara, много коротких щупалец; *3* — Dendrosoma radians с ветвящимися колониями и группами щупалец.

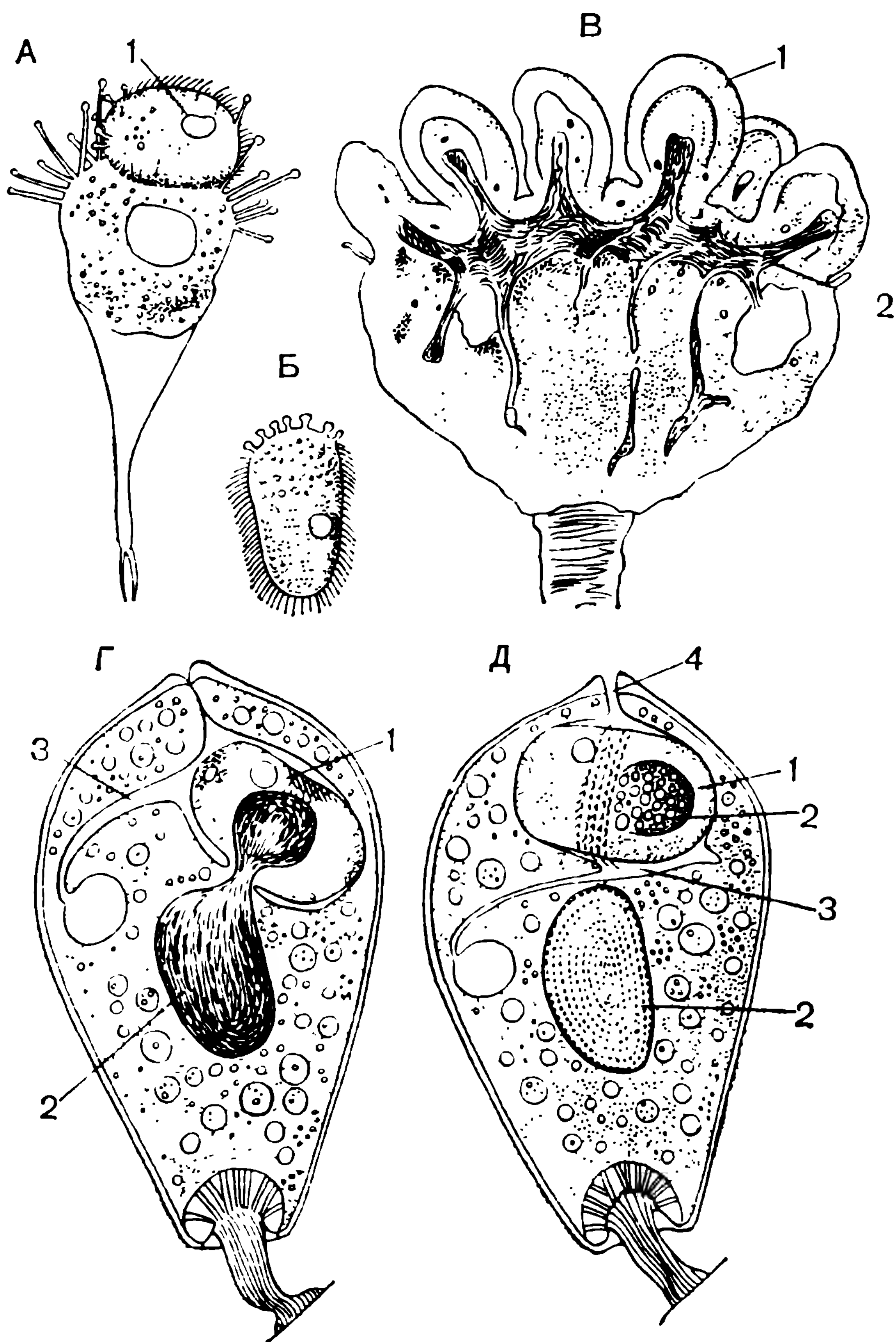


Рис. 91. Почкование у разных видов сосущих инфузорий: *А* — Paracineta patula, образующая одну почку; *Б* — отделившаяся бродяжка Paracineta patula; *В* — множественное наружное почкование Ephelota gemmipara; *Г* — внутреннее почкование Tocophrya cyclopum, отделение почки в выводковую камеру еще не завершено; *Д* — *Т*. cyclopum, в выводковой камере находится сформированная бродяжка с ресничками; *1* — почка; *2* — макронуклеус; *3* — выводковая камера; *4* — отверстие выводковой камеры.

СОСУЩИЕ ИНФУЗОРИИ (SUCTORIA)

Своеобразную в отношении способа питания группу представляют *сосущие инфузории* (Suctoria). Эти организмы, подобно сувойкам и другим кругоресничным инфузориям, сидячие. Количество относящихся к этому отряду видов измеряется несколькими десятками. Форма тела сосущих инфузорий весьма разнообразна. Некоторые характерные их виды изображены на рисунке 90. Одни сидят на субстрате на более или менее длинных стебельках, другие не имеют стебельков, у некоторых тело довольно сильно ветвится и т. п. Однако, несмотря на разнообразие формы, все сосущие инфузории характеризуются двумя признаками: полным отсутствием (у взрослых форм) ресничного аппарата и наличием особых придатков — щупалец, служащих для высасывания добычи.

У разных видов сосущих инфузорий количество щупалец неодинаково. Нередко они собраны группами. При большом увеличении микроскопа можно рассмотреть, что на конце щупальце снабжено небольшим булавовидным утолщением.

Как функционируют щупальца? На этот вопрос нетрудно ответить, наблюдая за сосущими инфузориями. Если какое-нибудь небольшое простейшее (жгутиконосец, инфузория) прикоснется к щупальцу суктории, то оно к нему мгновенно прилипнет. Все попытки жертвы оторваться бывают обычно тщетными. Если продолжить наблюдение за прилипшей к щупальцам жертвой, то можно видеть, что она постепенно начинает уменьшаться в размерах. Ее содержимое через щупальца постепенно «перекачивается» внутрь эндоплазмы сосущей инфузории до тех пор, пока от жертвы не останется одна пелликула, которая отбрасывается. Таким образом, щупальца сосущих инфузорий — это совершенно своеобразные, нигде больше в животном мире не встречающиеся органы улавливания и вместе с тем высасывания пищи (рис. 90).

Сосущие инфузории — это неподвижные хищники, которые не гоняются за добычей, но мгновенно улавливают ее, если только неосторожная добыча к ним прикоснется сама.

Почему эти своеобразные организмы мы относим к типу инфузорий? На первый взгляд они не имеют с ними ничего общего. О принадлежности сукторий к инфузориям говорят следующие факты. Во-первых, они обладают типичным для инфузорий ядерным аппаратом, состоящим из макронуклеуса и микронуклеуса. Во-вторых, во время размножения у них появляются реснички, отсутствующие «у взрослых» особей. Бесполое размножение и вместе с тем расселение сосущих инфузорий осуществляется путем образования бродяжек, снабженных несколькими кольцевыми венчиками ресничек. Образование бродяжек у сукторий может происходить по-разному. Иногда они образуются в результате не вполне равномерного деления (почкованием), при котором каждая отделяющаяся наружу почка получает участок макронуклеуса и один микронуклеус (рис. 91,*А*). На одной материнской особи может образоваться сразу несколько дочерних почек (рис. 91,*В*). У других видов (рис. 91,*Г*,*Д*) наблюдается очень своеобразный способ «внутреннего почкования». При этом внутри тела суктории-матери образуется полость, в которой и формируется почка-бродяжка. Наружу она выходит через специальные отверстия, сквозь которые с известным трудом «протискивается». Такое развитие зародыша внутри тела матери, а затем акт деторождения — интересная аналогия простейшего с тем, что происходит у вышестоящих многоклеточных организмов.

На предыдущих страницах было рассмотрено несколько типичных свободноживущих представителей класса инфузорий, по-разному приспособ-

ленных к различным условиям среды. Интересно и рассмотреть характерные общие черты инфузорий, живущих в определенных, резко очерченных условиях среды.

В качестве примера возьмем две очень различающиеся среды обитания: жизнь в составе планктона и жизнь на дне в толще песка.

ПЛАНКТОННЫЕ ИНФУЗОРИИ

В составе морского и пресноводного планктонов встречается большое число видов инфузорий.

Особенно ярко выражены черты приспособлений к жизни в толще воды у *радиолярий* (с. 54). Основная линия приспособления к планктонному образу жизни сводится к выработке таких черт строения, которые способствуют парению организма в толще воды.

Типичным планктонным, к тому же почти исключительно морским семейством инфузорий является *тинтинниды* (Tintinnidae, рис. 92,*3*). Общее число известных до сих пор видов тинтиннид около 300. Это мелкие формы, характерные тем, что протоплазматическое тело инфузории помещается в прозрачном, легком и вместе с тем прочном домике, состоящем из органического вещества. Из домика выдается наружу диск, несущий венчик ресничек, находящихся в постоянном мерцательном движении. В состоянии парения инфузорий в толще воды поддерживает здесь главным образом постоянная активная работа ресничного аппарата. Домик, очевидно, выполняет функцию защиты нижней части тела инфузории. В пресной воде обитает всего два вида тинтиннид (не считая семи видов, характерных только для озера Байкал).

У пресноводных инфузорий наблюдаются некоторые другие приспособления к жизни в планктоне. У многих из них (Loxodes, Condylostoma, Trachelius) цитоплазма очень сильно вакуолизирована так, что напоминает пену. Это ведет к значительному уменьшению удельного веса. Все перечисленные инфузории обладают, кроме того, ресничным покровом, благодаря работе которого тело инфузории, по удельному весу лишь немногим превышающее удельный вес воды, легко поддерживается в состоянии парения. У некоторых видов форма тела способствует увеличению удельной поверхности и облегчает парение в воде. Например, некоторые планктонные инфузории озера Байкал напоминают по форме зонтик или парашют (рис. 92,*1*). В озере Байкал существует планктонная сосущая инфузория (рис. 93,*4*), которая резко отличается от своих сидячих родичей (с. 108). Этот вид лишен стебелька. Его протоплазматическое тело окружено широким слизистым футляром — приспособлением, ведущим к уменьшению массы. Наружу торчат длинные тонкие щупальца, которые наряду со своей прямой функцией, вероятно, выполняют и другую — увеличение удельной поверхности, способствующее парению в воде.

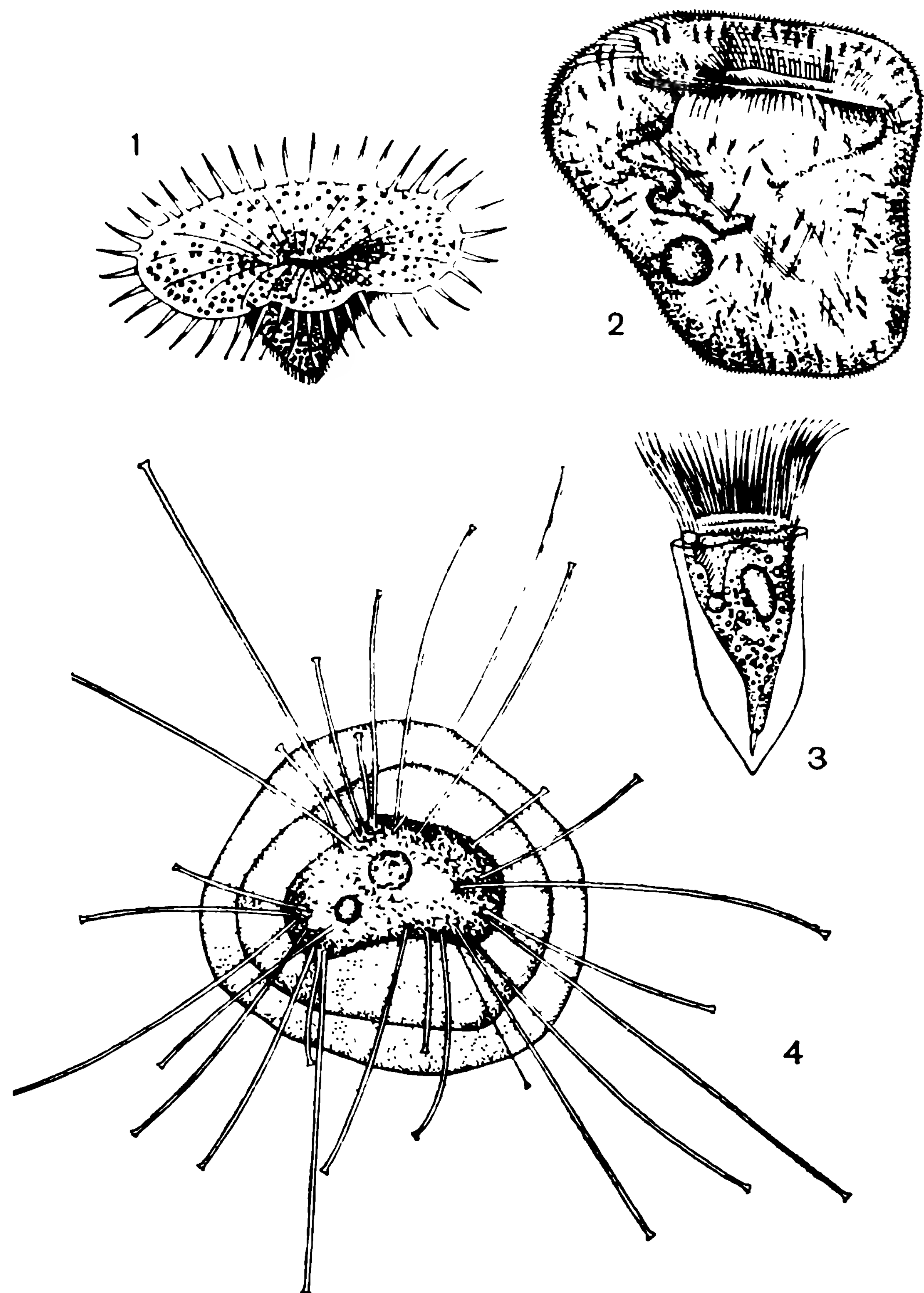


Рис. 92. Планктонные инфузории.

Планктонные инфузории озера Байкал: *1* — Liliomorpha viridis; *2* — Marituja pelagica; *3* — Tintinnopsis beroidea; *4* — Mucophrya pelagica (Suctoria).

Другая косвенная форма приспособления инфузорий к жизни в планктоне — это прикрепление мелких инфузорий к организмам, ведущим планктонный образ жизни. Так, среди *кругоресничных инфузорий* (Peritricha) имеются многочисленные виды, которые прикрепляются к планктонным веслоногим рачкам. Это обычный и нормальный для данных видов инфузорий образ жизни. Наряду с кругоресничными инфузориями и среди сосущих (Suctoria) имеются виды, поселяющиеся на планктонных организмах.

ИНФУЗОРИИ, ЖИВУЩИЕ В ПЕСКЕ

Своеобразную среду обитания представляют песчаные пляжи и отмели. По побережью морей они занимают огромные пространства.

Проведенные в различных странах многочисленные исследования показали, что толща многих

морских песков очень богата разнообразной микроскопической или приближающейся по размерам к микроскопической фауной. Между частичками песка имеются многочисленные заполненные водой мелкие и мельчайшие пространства. Оказывается, что эти пространства богато заселены организмами, относящимися к самым различным группам животного мира. Здесь живут десятки видов ракообразных, кольчатые черви, круглые черви, особенно многочисленны плоские черви, некоторые моллюски, кишечнополостные. В большом количестве здесь встречаются и простейшие, главным образом инфузории. По современным данным, в состав фауны инфузорий, населяющих толщу морских песков, входит примерно 250—300 видов. Если иметь в виду не только инфузорий, а и другие группы населяющих толщу песка организмов, то общее число видов их будет очень велико. Всю совокупность животных, населяющих толщу песка, обитающих в мельчайщих просветах между песчинками, называют **псаммофильной фауной**.

Богатство и видовой состав псаммофильной фауны определяются многими факторами. Среди них особенно важное значение имеет размер частиц песка. В крупнозернистых песках фауна бедная. Бедна также фауна очень мелкозернистых заиленных песков (с диаметром частиц менее 0,1 мм), где, очевидно, просветы между частицами слишком мелки для обитания в них животных. Наиболее богаты жизнью пески средне- и мелкозернистые.

Второй фактор, играющий важную роль в развитии псаммофильной фауны,— богатство песка органическими остатками, разлагающимися органическими веществами (так называемая степень сапробности). Пески, лишенные органических веществ, бедны жизнью. С другой стороны, почти безжизненны и пески, очень богатые органическими веществами, так как распад органических веществ ведет к обеднению кислородом. Нередко к этому добавляется анаэробное сероводородное брожение. Наличие свободного сероводорода является крайне отрицательно действующим на развитие фауны фактором.

В поверхностных слоях песка иногда развивается довольно богатая флора одноклеточных водорослей (диатомовые, перидиниевые). Это фактор, благоприятствующий развитию псаммофильной фауны, так как многие мелкие животные (в том числе и инфузории) питаются водорослями.

Наконец, фактор, очень отрицательно действующий на псаммофильную фауну,— прибой, который, перемывая верхние слои песка, убивает здесь все живое. Наиболее богата псаммофильная фауна в защищенных, хорошо прогреваемых бухточках. Приливы и отливы не препятствуют развитию псаммофильной фауны. Когда в отлив вода временно уходит, обнажая песок, то в толще песка, в промежутках между песчинками, она сохраняется, и это не препятствует существованию животных.

У инфузорий, входящих в состав псаммофильной фауны и относящихся к различным систематическим группам (отрядам, семействам), вырабатываются в процессе эволюции многие общие черты, являющиеся приспособлениями к своеобразным условиям существования между частицами песка. Тело большинства их более или менее сильно вытянуто в длину, червеобразно. Это дает возможность легко «протискиваться» в мельчайшие отверстия между песчинками. У очень многих видов (рис. 93) удлинение тела сочетается с его уплощением. Ресничный аппарат всегда хорошо развит, что позволяет активно, с известной силой, двигаться в узких просветах. Нередко реснички развиваются на одной стороне червеобразного уплощенного тела, противоположная сторона оказывается голой. Эта особенность связана, вероятно, с резко выраженной у большинства псаммофильных видов способностью очень тесно и очень прочно при посредстве ресничного аппарата прикрепляться к субстрату. Это свойство позволяет животным оставаться на месте в тех случах, когда в узких просветах, где они живут, возникают токи воды.

Чем питаются псаммофильные инфузории? Значительную часть «рациона» у многих видов составляют водоросли, в особенности диатомовые. Бактерии в меньшей степени служат им пищей. Это зависит в значительной мере и от того, что в песках, не сильно загрязненных, бактерий мало. Наконец, особенно среди наиболее крупных псаммофильных инфузорий имеется немалое количество хищных форм, которые поедают других инфузорий, относящихся к более мелким видам. Псаммофильные инфузории распространены, по-видимому, повсеместно.

ИХТИОФТИРИУС (ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS)

Среди инфузорий, часть жизненного цикла которых протекает в паразитическом, часть в свободноживущем состоянии, большой интерес, особенно в практическом отношении, представляет *ихтиофтириус* (Ichthyophthirius multifiliis). Эта инфузория в течение большей части своей жизни — паразит рыб. Она может вызвать тяжелое заболевание, в особенности поражающее мальков, часто приводящее к гибели хозяина (рис. 94).

Паразитарные стадии развития ихтиофтириуса протекают непосредственно в покровах рыбы: в коже, на плавниках, очень часто на жабрах рыбы.

Рыба заражается очень мелкими свободноплавающими бродяжками (20—30 мкм диаметром), плавающими в воде. Бродяжки при соприкосновении с рыбой немедленно прикрепляются к ее

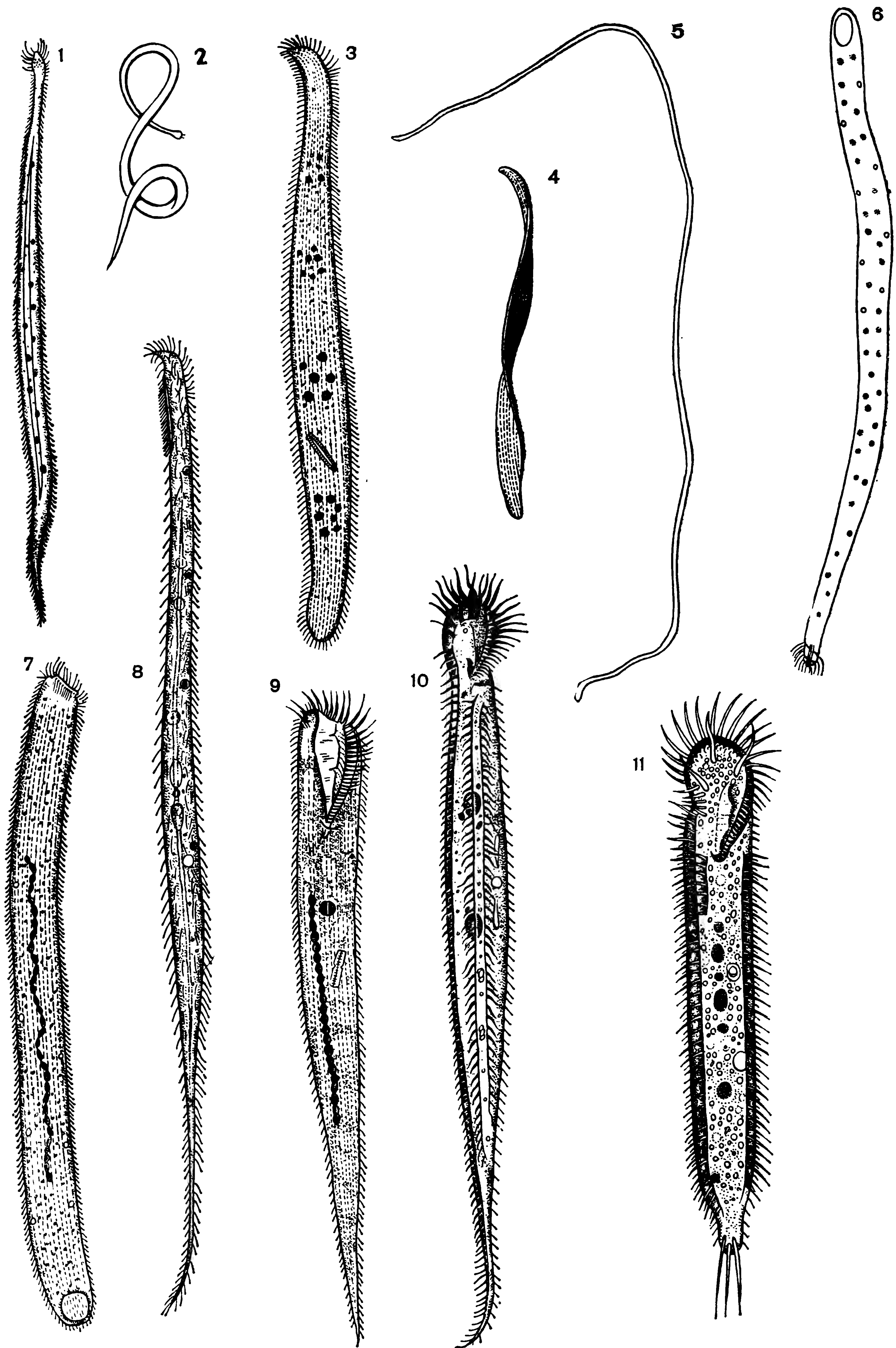


Рис. 93. Разные виды морских инфузорий, входящие в состав псаммофильной фауны (живущие в толще песка): *1, 2* — Trachelonema grassei; *3, 4* — Centrophorella grandis; *5* — C. fasciolata; *6* — Helicoprorodon multinucleatum; *7* — Pseudoprorodon arenicola; *8* — Remanella caudata; *9* — Condylostoma remanei; *10* — Uroleptus rattulus; *11* — Strongilidium arenicolus.

поверхности и сразу же активными движениями внедряются в ткани. Проникнув в живую ткань, инфузории начинают активно питаться и расти. Питание осуществляется путем заглатывания при помощи помещающегося на переднем конце тела ротового отверстия клеточных элементов хозяина. Растущие в тканях рыбы ихтиофтириусы вскоре становятся видны простым глазом. Рыба как бы обсыпана манной крупой (рис. 94). Продолжительность стадии роста и паразитирования ихтиофтириуса в субэпителиальном слое рыбы в высокой степени зависит от температуры.

К концу периода роста ихтиофтириус по сравнению с бродяжками достигает очень большой величины: 0,5—1 мм в диаметре. По достижении предельной величины инфузории активными движениями выходят из тканей рыбы в воду и некоторое время медленно плавают при помощи покрывающего все их тело ресничного аппарата. Вскоре крупные ихтиофтириусы оседают на каком-нибудь подводном предмете и выделяют цисту. Тотчас же вслед за инцистированием начинаются последовательные деления инфузории: сначала пополам, затем каждая дочерняя особь делится опять на две и так до 10—11 раз. В результате внутри цисты образуется до 2000 мелких почти округлых особей, покрытых ресничками. Внутри цисты бродяжки активно двигаются. Они прободают оболочку и выходят наружу. Плавающие бродяжки заражают новых особей рыб.

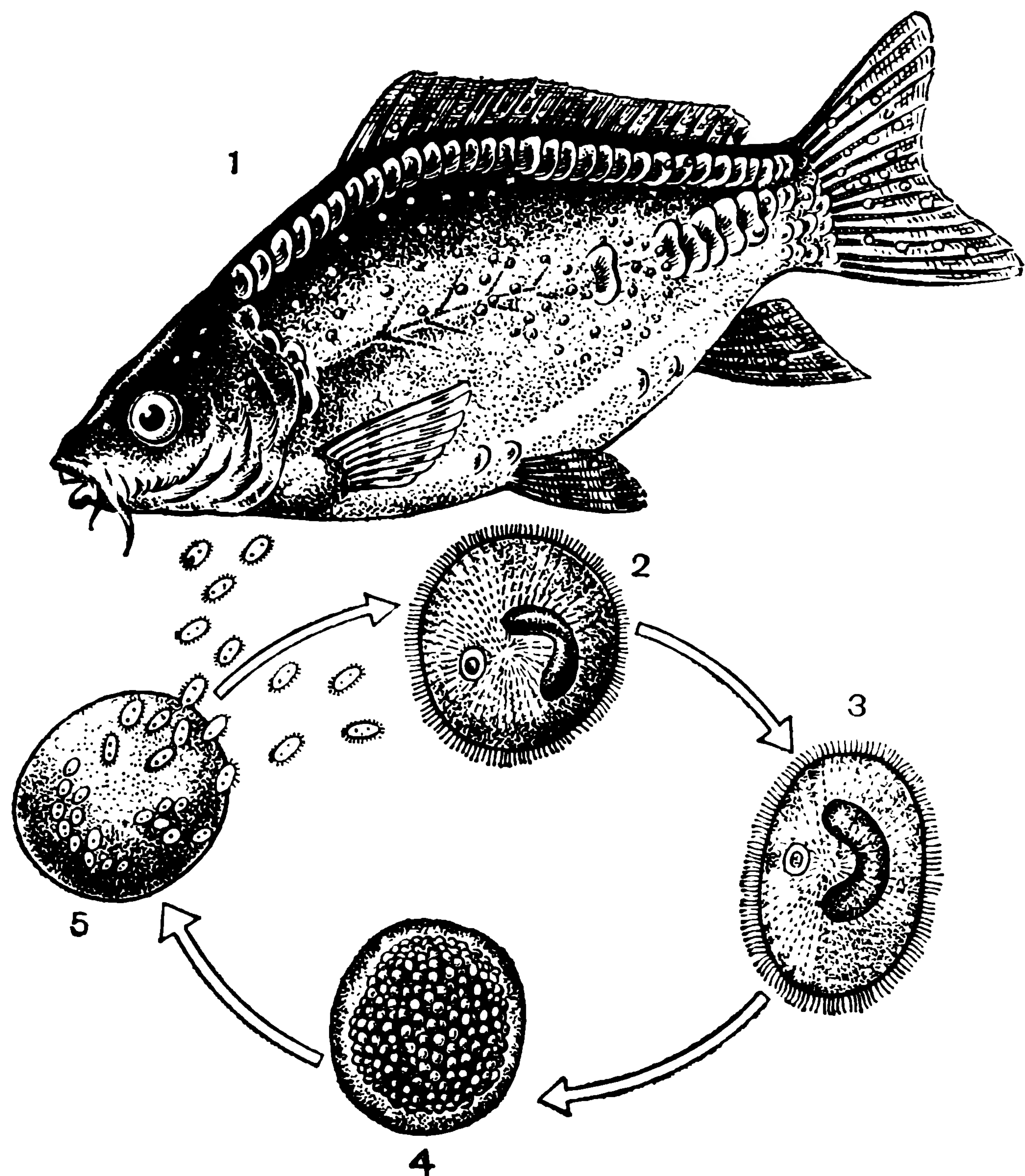
Быстрота деления ихтиофтириуса в цистах, так же как и темп его роста в тканях рыб, в большей степени зависит от температуры: при 26—27 °C процесс развития бродяжек в цисте занимает 10—12 ч, при 15—16 °C требуется 28—30 ч, при 4—5 °C он продолжается 6—7 суток.

Ихтиофтириус — широко распространенный и очень опасный паразит рыб. Особенно большой вред он приносит в рыбоводческих хозяйствах, где происходит нерест и выращивание мальков. Ихтиофтириус, нападая на мальков, в короткий срок губит их. Известны многочисленные случаи поголовного уничтожения мальков карповых и лососевых рыб в прудовых хозяйствах.

Главное значение в борьбе с ихтиофтириусом имеют профилактические мероприятия, направленные на то, чтобы не допустить свободно плавающих бродяжек проникнуть в ткани рыбы. Для этого полезно часто пересаживать больных рыб в новые водоемы или аквариумы, создавать проточность, что особенно эффективно.

Рис. 94. Жизненный цикл Ichthyophthirius multifiliis:

1 — рыба, пораженная ихтиофтириазисом; 2 — зрелый паразит из кожи рыбы; 3 — паразит, покинувший рыбу; 4 — циста размножения; 5 — выход бродяжек из цисты.



ТРИХОДИНЫ (TRICHODINA)

Очень своеобразны паразитирующие главным образом на рыбах инфузории семейства *урцелариид* (Urcelariidae) отряда кругоресничных. Особенно характерны многочисленные представители рода *триходин* (Trichodina) и некоторых других близких к нему родов (рис. 95). За немногими исключениями, все триходины и близкие к ним формы — эктопаразиты, т. е. живущие на поверхности своих хозяев (рыб). Место локализации триходин — кожные покровы, плавники, очень часто жабры рыб. Они встречаются на морских и пресноводных рыбах. Количество видов триходин измеряется несколькими десятками. Триходины активно передвигаются по поверхности своих хозяев. Вне организма хозяина, в воде, они долго жить не могут и, будучи отделены от рыбы, быстро погибают.

Вся система приспособлений триходин к жизни на поверхности хозяина направлена на то, чтобы не оторваться от тела хозяина. Приспособления эти весьма совершенны. Тело большинства триходин имеет форму довольно плоского диска, иногда шапочки. Сторона, обращенная к телу хозяина, слегка вогнутая, она образует прикрепительную присоску. По наружному краю присоски расположен венчик хорошо развитых ресничек, при помощи которых главным образом и происходит передвижение (ползание) инфузории по поверхности тела рыбы. Этот венчик соответствует венчику, имеющемуся у бродяжек си-

дячих кругоресничных инфузорий, рассмотренных выше (с. 104). Таким образом, триходину можно сравнить с бродяжкой. На брюшной поверхности (на присоске) у триходин имеется очень сложный опорный и прикрепительный аппарат, способствующий удержанию инфузории на хозяине. Не вдаваясь в детали его строения, отметим, что основу его составляет сложной конфигурации кольцо, слагающееся из отдельных сегментов, несущих наружный и внутренний зубцы (рис. 95). Это кольцо образует эластичную и вместе с тем прочную основу брюшной поверхности, выполняющей функцию присоски. Разные виды триходин отличаются друг от друга по количеству сегментов, образующих кольцо, и по конфигурации наружного и внутреннего крючьев.

На противоположной от диска стороне тела триходины расположен перистом и ротовой аппарат. Строение его более или менее типично для кругоресничных инфузорий (с. 105). Закрученные по часовой стрелке адоральные мембраны ведут в углубление, на дне которого расположен рот. Ядерный аппарат триходин устроен типично для инфузорий: один лентовидный макронуклеус и один расположенный рядом с ним микронуклеус. Имеется одна сократительная вакуоля.

Триходины широко распространены в водоемах всех типов. Особенно часто их обнаруживают на мальках разных видов рыб. При массовом размножении триходины наносят большой вред рыбе, в особенности если массами покрывают жабры. Это нарушает нормальное дыхание рыбы.

Для того чтобы очистить рыбу от триходин, рекомендуют делать лечебные ванны из 2%-ного раствора хлорида натрия или 0,01%-ного раствора перманганата калия (в течение 10—20 мин).

ИНФУЗОРИИ КИШЕЧНОГО ТРАКТА КОПЫТНЫХ

Среди инфузорий имеется множество видов, ведущих эндопаразитический образ жизни, т. е. живущих внутри (в различных органах и тканях) животных-хозяев. Особенно многочисленны и разнообразны инфузории, населяющие кишечный тракт копытных животных. У жвачных (рогатый скот, овцы, козы, антилопы, олени, лоси) эти инфузории в огромных количествах населяют передние отделы желудка. Желудок жвачных состоит из четырех отделов — рубца, сетки, книжки и сычуга. Из них только сычуг соответствует желудку других млекопитающих: он имеет пищеварительные железы, в него выделяются пищеварительные ферменты и соляная кислота. Реакция среды в сычуге сильнокислая. Первые три отдела не имеют пищеварительных желез. Их внутренняя стенка частично ороговевает. Эти три отдела по происхождению следует рассматривать как нижние расширенные части пищевода. Названия сетки и книжки даны по форме и характеру складок их внутренней стенки. Самый вместительный отдел — рубец. Заглоченная и почти не пережеванная растительная пища сначала проходит в рубец. Сюда же попадает большое количество слюны. В рубце пища подвергается сложным процессам брожения, которые увеличивают ее усвояемость. В этом отделе в огромных количествах живут разнообразные микроорганизмы, вызывающие процессы брожения, которые протекают в условиях нейтральной или слабощелочной реакции. В рубце наряду с бактериями обитает масса простейших — очень мелких жгутиконосцев и инфузорий.

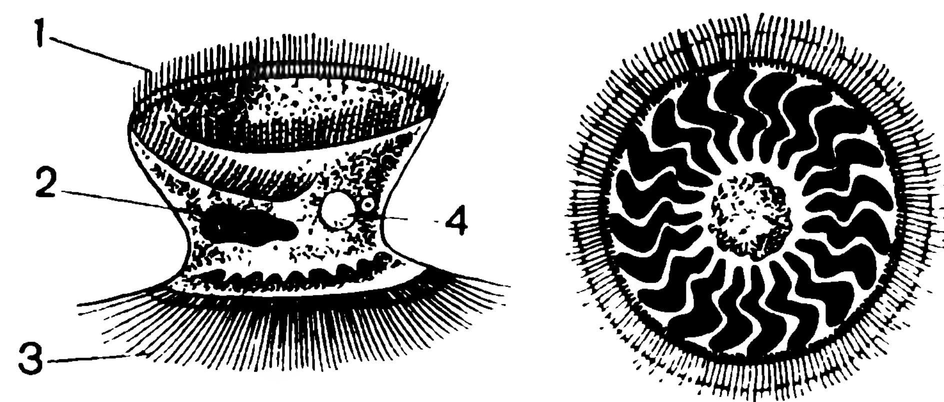


Рис. 95. Инфузория триходина.

Слева — Trichodina pediculus, вид сбоку: *1* — околоротовые (адоральные) мембраны; *2* — ядро; *3* — нижний венчик ресничек; *4* — сократительная вакуоль; *справа* — прикрепительный аппарат T. domeruei.

Из рубца через сетку пища отрыгивается в ротовую полость, где дополнительно пережевывается (жвачка). Проглатываемая вновь пищевая пережеванная масса по особой трубке, образуемой складками пищевода, идет уже не в рубец, а в книжку и оттуда в сычуг, где подвергается действию пищеварительных соков жвачного. В сычуге в условиях кислой среды и наличия пищеварительных ферментов инфузории погибают. Попадая туда со жвачкой, они перевариваются.

Количество простейших в рубце (а также в сетке) может достигать колоссальных величин. Если взять каплю содержимого рубца и рассмотреть ее под микроскопом (при нагревании, так как при комнатной температуре инфузории останавливаются), то в поле зрения инфузории буквально кишат. Количество инфузорий в 1 см^3 содержимого рубца достигает 1 млн., а нередко и более. В пересчете на весь объем рубца это дает астрономические цифры! Богатство содержимого рубца инфузориями в большой степени зависит от характера пищи жвачного. Если пища богата клетчаткой и бедна углеводами и белками (трава, солома), то инфузорий в рубце относительно немного. При добавлении в пищевой рацион углеводов и белков (отруби) их количество резко увеличивается. Нужно иметь в виду, что существует постоянный отток инфузорий. Попадая вместе с жвачкой в сычуг, они погибают.

У непарнокопытных (лошадь, осел, зебра) в пищевом тракте тоже имеется большое количество инфузорий, однако локализация их в хозяине иная. У непарнокопытных нет сложного желудка,

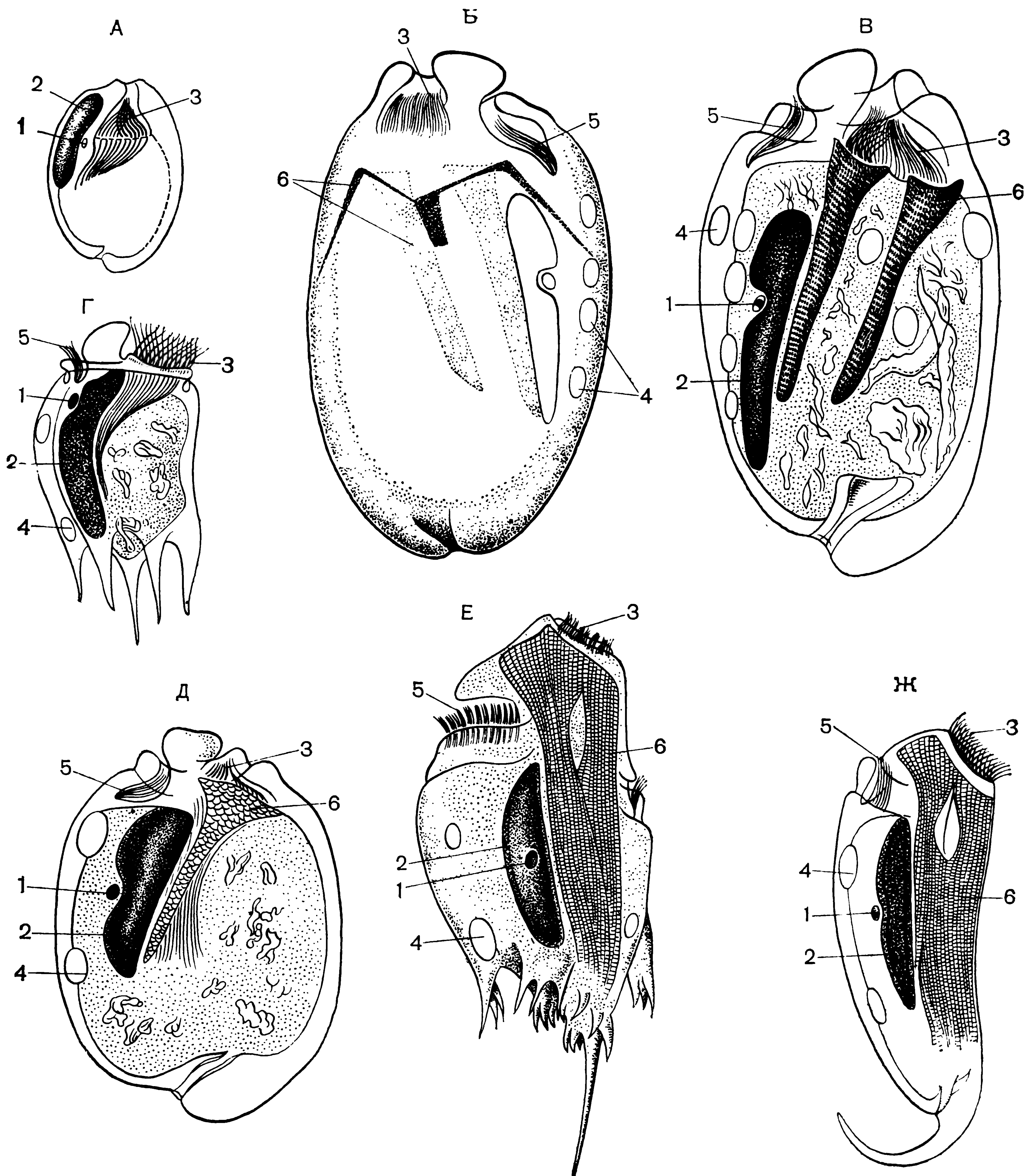


Рис. 96. Инфузория семейства Ophryoscolecidae из рубца жвачных:

А — Entodinium simplex; *Б* — Polyplastron multivesiculatum, вид с левой стороны; *В* — P. multivesiculatum, вид с правой стороны; *Г* — Anoplodinium denticulatum; *Д* — Eudiplodinium neglectum; *Е* — Ophryoscolex caudatus; *Ж* — Epidinium ecaudatum; *1* — малое ядро (микронуклеус); *2* — большое ядро (макронуклеус); *3* — околоротовая ресничная зона; *4* — сократительная вакуоль; *5* — спинная ресничная зона; *6* — скелетные пластинки.

благодаря чему возможность развития простейших в передних отделах пищевого тракта отсутствует. Зато у непарнокопытных очень сильно развиты толстая и слепая кишка, которые обычно забиты пищевыми массами и играют существенную роль в пищеварении. В этом отделе кишечника, подобно тому как в рубце и сетке жвачных, развивается очень богатая фауна простейших, преимущественно инфузорий, большинство которых также относится к отряду энтодиниоморф. Однако по видовому составу фауна рубца жвачных и фауна толстого кишечника непарнокопытных не совпадают.

Наибольший интерес представляют собой инфузории семейства *офриосколецид* (Ophryoscolecidae). Общее количество видов инфузорий семейства офриосколецид — около 120.

Строение. Характерный признак этого отряда — отсутствие сплошного ресничного покрова. Сложные ресничные образования — цирры — расположены на переднем конце тела инфузорий в области ротового отверстия. К этим основным элементам ресничного аппарата могут прибавиться еще дополнительные группы цирр, расположенные либо на переднем, либо на заднем конце тела. Наиболее просто устроены инфузории рода энтодиний (Entodinium, рис. 96,*А*). На переднем конце тела их имеется одна околоротовая зона цирр. Передний конец тела, на котором расположено ротовое отверстие, может втягиваться внутрь. Резко разграничены эктоплазма и эндоплазма. Хорошо видна на заднем конце анальная трубка, служащая для выведения наружу непереваренных остатков пищи. Несколько сложнее строение *аноплодиния* (рис. 96, *Г*). У них имеются две зоны ресничного аппарата — околоротовые и спинные цирры. Обе они расположены на переднем конце. На заднем конце тела изображенного на рисунке вида имеются длинные острые выросты — это довольно типично для многих видов офриосколецид. Высказывалось предположение, что эти выросты способствуют «проталкиванию» инфузорий между растительными частицами, заполняющими рубец.

Виды рода *эудиплодиний* (рис. 96, *Д*) сходны с аноплодинием, но, в отличие от них, имеют скелетную опорную пластинку, расположенную по правому краю вдоль глотки. Эта скелетная пластинка состоит из вещества, близкого по химической природе к клетчатке, т. е. к веществу, из которого состоят оболочки растительных клеток.

У рода *полипластрон* (рис. 96, *Б*, *В*) наблюдается дальнейшее усложнение скелета. Строение этих инфузорий близко к эудиплодиниям. Отличия сводятся прежде всего к тому, что вместо одной скелетной пластинки эти инфузории имеют пять. Две из них, наиболее крупные, расположены по правой стороне, а три, более мелкие, — по левой стороне инфузории. Вторая особенность полипластрона — увеличение количества сократительных вакуолей. У энтодиниев одна сократительная вакуоля, у аноплодиниев и эудиплодиниев две, у полипластрона их около десятка.

У *эпидиниев* (рис. 96), обладающих хорошо развитым углеводным скелетом, расположенным по правой стороне тела, спинная зона цирр смещается с переднего конца на спинную сторону. На заднем конце инфузорий часто развиваются шипы.

Наиболее сложное строение обнаруживает род *офриосколекс* (Ophryoscolex), по которому названо и все семейство инфузорий (рис. 96, *Е*). У них хорошо развита спинная зона цирр, охватывающая около $^2/_3$ окружности тела и скелетные пластинки. На заднем конце образуются многочисленные шипы, из которых один бывает обычно особенно длинным.

Знакомство с некоторыми типичными представителями офриосколецид показывает, что в пределах этого семейства произошло усложнение организации (от энтодиниев до офриосколекса).

Очень часто, как мы это увидим, например, при знакомстве с червями, паразитизм, особенно эндопаразитизм, приводит к значительному упрощению организации, к регрессивным изменениям многих систем органов. У инфузорий, живущих в кишечнике копытных, этого не произошло. Напротив, здесь имело место прогрессивное развитие, не упрощение, а усложнение организации.

Кроме инфузорий семейства офриосколецид, в рубце жвачных встречаются в небольших количествах представители других групп инфузорий. В общей массе инфузорного населения рубца они не играют заметной роли, и поэтому мы не будем здесь останавливаться на их рассмотрении.

Способ питания. Пища офриосколецид довольно разнообразна, и у разных их видов наблюдается известная специализация. Самые мелкие виды рода энтодиниев питаются бактериями, зернами крахмала, грибками и другими небольшими частицами. Очень многие средние и крупные офриосколециды поглощают частицы растительных тканей, которые составляют главную массу содержимого рубца. Эндоплазма некоторых видов бывает буквально забита растительными частицами. Можно видеть, как инфузории набрасываются на обрывки растительных тканей, буквально разрывают их на кусочки и затем заглатывают, нередко закручивая их в своем теле спиралью (рис. 97,*4*). Иногда приходится наблюдать, как само тело инфузории оказывается деформированным благодаря заглоченным крупным частицам (рис. 97,*2*).

У офриосколецид наблюдается иногда хищничество. Более крупные виды пожирают более мелкие. Хищничество (рис. 98) сочетается со способностью питаться растительными частицами.

Пути заражения офриосколецидами. Новорожденные жвачные не имеют в рубце инфузорий. Они отсутствуют также, пока животное питается мо-

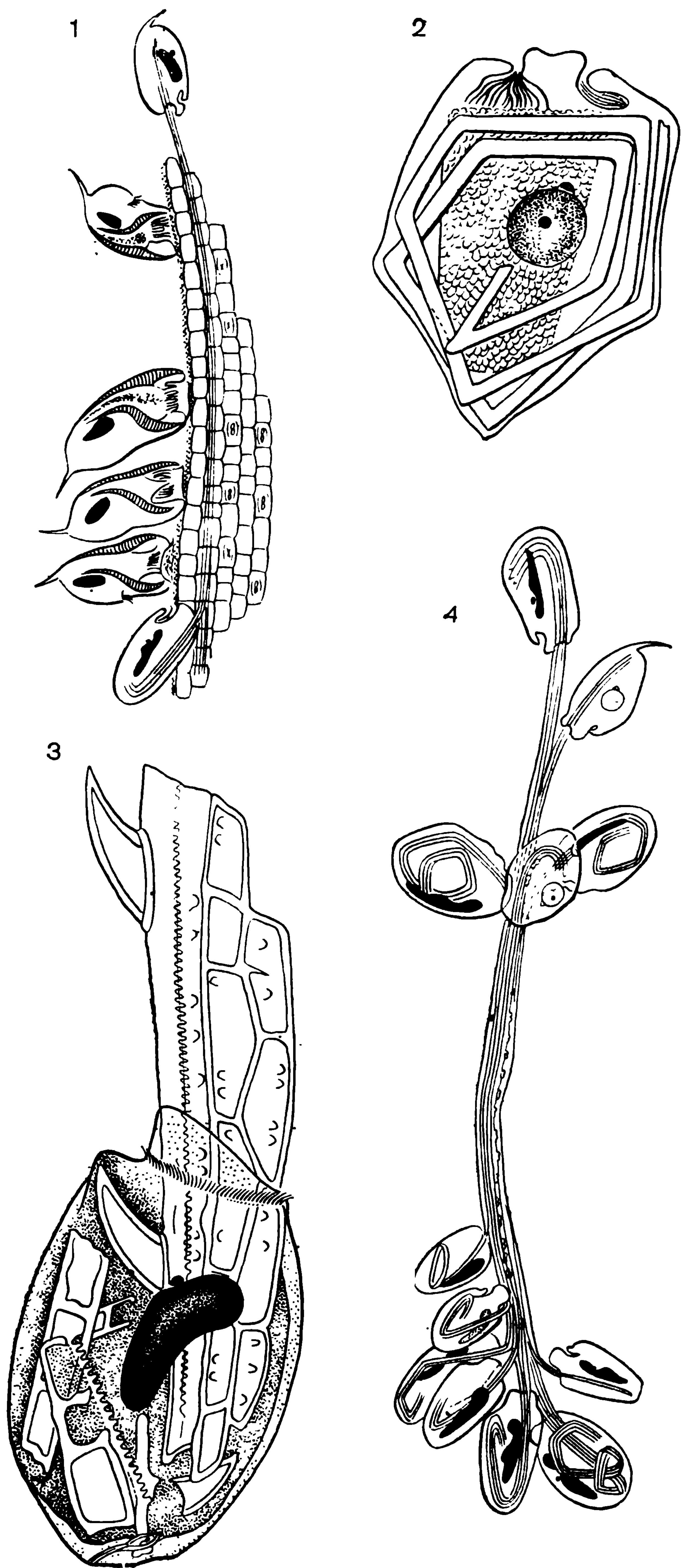


Рис. 97. Инфузории семейства Ophryoscolecidea:

1 — Opisthotrichum janus; *2* — Ostracodinium sp.; *3* — Anoplodinium bubalidis; *4* — Anoplodinium gracile.

локом. Но как только жвачное переходит на растительную пищу, сразу же в рубце и сетке появляются инфузории, количество которых быстро нарастает. Откуда они берутся? Долгое время предполагали, что инфузории рубца образуют какие-то покоящиеся стадии (вероятнее всего, цисты), которые широко рассеиваются в природе и, будучи проглоченными, дают начало активным стадиям инфузорий. Дальнейшие исследования показали, что у инфузорий рубца жвачных никаких покоящихся стадий нет. Удалось доказать, что заражение происходит активными подвижными инфузориями, которые проникают в ротовую полость при отрыгивании жвачки. Если исследовать под микроскопом взятую из ротовой полости жвачку, то в ней всегда имеется большое количество активно плавающих инфузорий. Эти активные формы легко могут проникнуть в рот и далее в рубец других особей жвачного из общего сосуда для пойла, вместе с травой, сеном.

Если покоящиеся стадии у офриосколецид отсутствуют, то, очевидно, легко получить «безинфузорных» животных, изолировав их, когда они еще питаются молоком. Если не допускать прямого контакта между растущим молодняком и имеющими инфузорий жвачными, то молодые животные могут остаться без инфузорий в рубце. Такие опыты были проведены несколькими учеными в разных странах. Результат был однозначен. При отсутствии контакта между молодняком (отнятым от матери еще в период кормления молоком) и имеющими в рубце инфузорий жвачными, животные вырастают стерильными в отношении инфузорий. Однако достаточно даже кратковременного контакта с животными, имеющими инфузорий (общая кормушка, общее ведро для питья, общее пастбище), чтобы в рубце стерильных животных появилась фауна инфузорий.

Симбиотические взаимоотношения. Массовое развитие фауны простейших в рубце и сетке, естественно, ставит вопрос о характере взаимоотношений между простейшими и их хозяевами — жвачными. Мы уже видели (с. 73) на примере жгутиконосцев, паразитирующих в кишечнике термитов, какие тесные симбиотические взаимоотношения могут возникать между простейшими, населяющими кишечный тракт, и их хозяевами (с. 74). Не существует ли между инфузориями, населяющими рубец и сетку, аналогичных симбиотических взаимоотношений? Этот вопрос ставился многими исследователями. Однако до сих пор окончательный ответ на него не получен, и требуются дальнейшие исследования. Ввиду большого биологического и практического интереса этого вопроса рассмотрим его подробнее.

Как отражается отсутствие инфузорий в рубце на жизни хозяина? Отрицательно или положительно влияет отсутствие инфузорий на хозяина? Для ответа на эти вопросы на козах провели сле-

дующие опыты. Были взяты козлята-близнецы (одного помета и одного пола), чтобы иметь более сходный материал. Затем один из близнецов данной пары воспитывался без инфузорий в рубце (ранняя изоляция), другой же с самого начала питания растительной пищей обильно заражался множеством видов инфузорий. Оба получали совершенно одинаковый рацион и воспитывались в одинаковых условиях. Единственное различие между ними сводилось к наличию или отсутствию инфузорий. На нескольких изученных таким образом парах козлят не было обнаружено каких-либо различий в ходе развития обоих членов каждой пары («инфузорного» и «безинфузорного»). Таким образом, можно утверждать, что сколько-нибудь резкого влияния на жизненные функции животного-хозяина инфузории, живущие в рубце и сетке, не оказывают.

Приведенные выше результаты опытов не позволяют, однако, утверждать, что инфузории рубца совершенно безразличны для хозяина. Эти опыты проводились при нормальном пищевом рационе хозяина. Не исключена возможность, что при других условиях, при ином пищевом режиме (например, при недостаточном кормлении) удастся выявить влияние на хозяина фауны простейших, населяющих рубец.

В литературе высказывались различные предположения о возможном положительном влиянии протозойной фауны рубца на пищеварительные процессы хозяина. Указывалось, что многие миллионы инфузорий, активно плавающие в рубце и размельчающие растительные ткани (см. выше, с. 113), способствуют брожению и перевариванию пищевых масс, находящихся в передних отделах пищеварительного тракта. Значительное количество инфузорий, попадающее вместе с жвачкой в сычуг, переваривается, и белок, составляющий значительную часть тела инфузорий, усваивается. Инфузории, таким образом, могут быть дополнительным источником белка для хозяина. Высказывались также предположения, что инфузории способствуют перевариванию клетчатки, составляющей основную массу пищи жвачных, переводу ее в более усвояемое состояние. Все эти предположения не являются доказанными, и против некоторых из них выдвигались возражения. Указывалось, например, что инфузории строят протоплазму своего тела из белков, которые поступают в рубец с пищей хозяина. Поглощая белок растительный, они переводят его в животный белок своего тела, который затем переваривается в сычуге. Дает ли это какие-нибудь преимущества хозяину, остается неясно.

В последние годы стали широко применять методы искусственного культивирования офриосколецид вне организма хозяина, на разных питательных средах. Удалось показать, что некоторые их виды также могут расщеплять клетчатку.

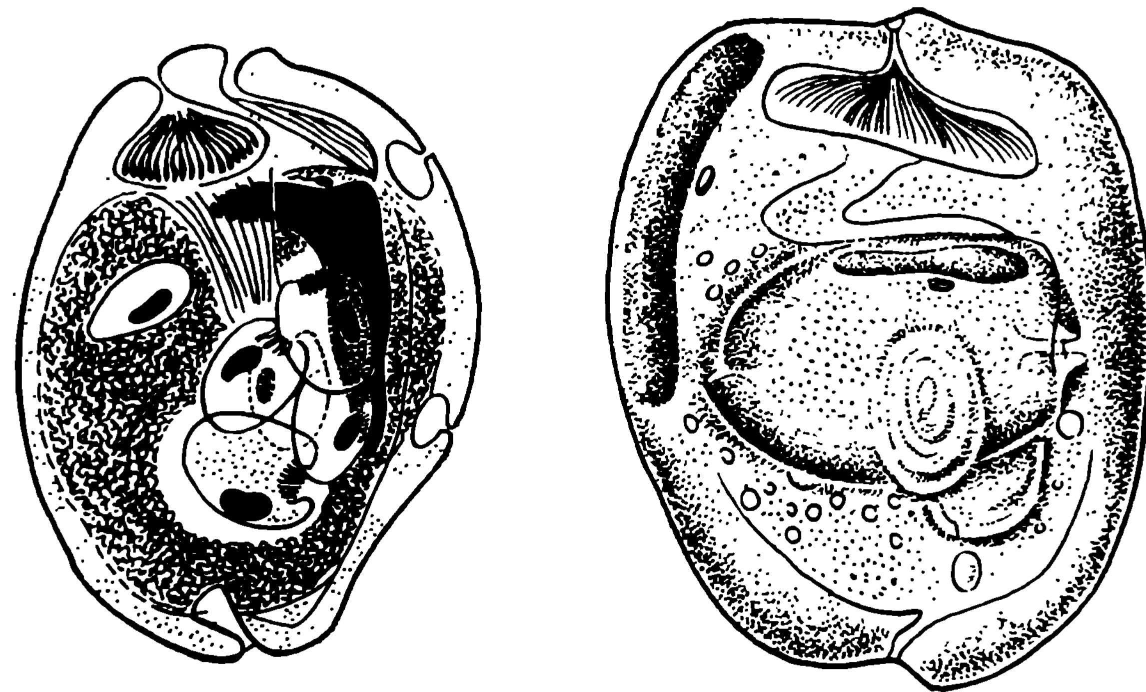


Рис. 98. Хищные инфузории семейства Ophryoscolecidae: *слева* — Anoplodinium costatum, заглотивший несколько инфузорий рода Entodinium; *справа* — E. vorax, проглотивший E. simplex.

Офриосколециды жвачных обладают, как правило, широкой специфичностью. В видовом отношении население рубца и сетки рогатого скота, овец, коз очень близко между собой. Если сравнить видовой состав рубца африканских антилоп с рогатым скотом, то и здесь около 40% от общего числа видов окажется общим. Однако существует немало видов офриосколецид, которые встречаются только в *антилопах* или только в *оленях*. Таким образом, на фоне общей широкой специфичности офриосколецид можно говорить об отдельных более узкоспецифичных их видах.

БАЛАНТИДИЙ (BALANTIDIUM COLI)

Балантидий коли (Balantidium coli) — паразитирует в толстом кишечнике человека. Случаи заражения человека балантидиями очень редки. В этом отношении балантидий несравним с кишечными амебами, которые, как мы видели, встречаются часто (с. 43—47). Паразитирование балантидия в кишечнике человека обычно вызывает тяжело протекающий к о л и т. Поэтому паразит этот требует к себе пристального внимания, несмотря на то что встречается он относительно редко.

Тело балантидия, паразитирующего в кишечнике человека, имеет яйцевидную форму (рис. 99). Размеры варьируют в очень широких пределах: длина 30—150, ширина 20—110 мкм. Эти вариации величины в значительной степени зависят от того, в какой мере инфузория набита пищей. Все тело густо покрыто короткими ресничками, расположенными продольными рядами от переднего конца к заднему. На переднем конце имеется углубление в виде неглубокой щели. Это околоротовое углубление (перистом), на дне которого помещается ротовое отверстие. По краю перистома расположены особые сильно развитые реснички, направляющие пищу в глубину его. Имеются две сократительные вакуоли (одна в передней трети тела, вторая на заднем конце). Ядерный аппарат типичный для инфузорий: бобовидный, распо-

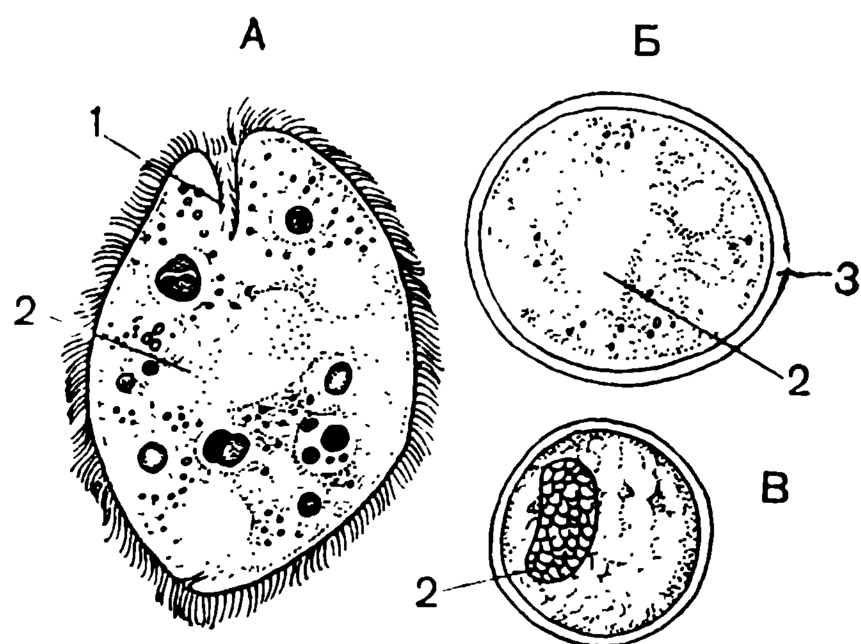


Рис. 99. Инфузория Balantidium coli:

А — активно плавающая форма; *Б* — циста неокрашенная; *В* — циста — окрашенный препарат; *1* — ротовое отверстие; *2* — ядро макронуклеус); *3* — оболочка цисты.

ложенный примерно в центре тела макронуклеус и в непосредственном соседстве с ним один маленький микронуклеус.

Балантидий захватывает разнообразные пищевые частицы из содержимого толстой кишки. Особенно охотно он питается крахмальными зернами. Если балантидий живет в просвете толстой кишки человека, то он питается содержимым кишечника и не оказывает никакого вредного влияния. Это типичное «носительство». Балантидий редко остается «безобидным квартирантом». Он активно внедряется в слизистую кишечника и проникает в толщу его стенки. Здесь балантидий переключается на питание клетками хозяина и особенно «охотно» заглатывает красные кровяные тельца (эритроциты). В результате нарушения целостности внутренней стенки кишечник изъязвляется, и это сопровождается тяжелой формой кровавого поноса. Поскольку паразит внедряется в самую толщу тканей кишечника, лечение балантидиоза очень затруднительно.

Может ли балантидий паразитировать в других хозяевах, кроме человека? Оказывается, что эта паразитическая инфузория часто встречается в кишечнике свиней. У взрослых свиней он не вызывает болезненных явлений. Иное дело у поросят и подсвинков. У них балантидий вызывает тяжелую форму колита. Это заболевание часто имеет смертельный исход, поэтому для свиноводческих хозяйств борьба с балантидиозом очень актуальна.

Каким же путем осуществляется заражение балантидием? У этой инфузории имеются покоящиеся стадии — цисты. Инцистирование происходит при проникновении паразита в заднюю кишку. Цисты выводятся наружу с фекальными массами. Они долгое время (свыше двух месяцев при комнатной температуре) сохраняют жизнеспособность. Если циста будет случайно проглочена свиньей или человеком, то она проходит в неизменном виде через желудок и тонкие кишки. Когда циста достигает толстой кишки, оболочка ее разрушается и из нее выходит активная стадия балантидия.

Из сказанного выше следует, что персонал, обслуживающий свиней, должен соблюдать элементарные гигиенические правила. Помимо кишечника человека и свиней, балантидий коли может паразитировать (при непосредственном заражении) в кишечнике крыс и человекообразных обезьян. У обезьян, так же как и у человека, балантидии вызывают тяжелую форму колита.

БЕЗРОТЫЕ ИНФУЗОРИИ АСТОМАТЫ (ASTOMATA)

На предыдущих страницах было рассказано о различных паразитических инфузориях, хозяевами которых являются позвоночные животные. Наряду с этим большое количество видов паразитических инфузорий живет в беспозвоночных животных. Рассмотрим кратко наиболее интересных их представителей.

Глубоко приспособленной к паразитизму и выработавшей ряд интересных приспособлений является обширная группа безротых инфузорий — *астомат* (Astomata).

Среда обитания. Общее число видов астомат превышает сотню. Встречаются они в беспозвоночных, относящихся к самым различным группам (типам и классам) животного мира: в *ресничных червях*, *кольчатых червях*, *моллюсках*, *иглокожих*. Небольшое число видов астомат паразитирует и в позвоночных животных, а именно в земноводных. Однако астоматы распределены по разным группам хозяев неравномерно. Существует группа «излюбленных» хозяев астомат, в которой сосредоточено свыше 75% их видов,— это *малощетинковые кольчатые черви* (Oligochaeta), класс животных, к которому относится всем известный *дождевой червь*. Однако лишь часть видов малощетинковых кольчецов живет в почве. Большая часть их — обитатели пресных вод, где они образуют заметную (а иногда и преобладающую) часть донного населения. Эти пресноводные малощетинковые кольчецы и являются «излюбленными» хозяевами астомат. Небольшое число видов олигохет встречается и в море, почти исключительно в прибрежной, литоральной (осушаемой во время отлива) зоне, но в морской фауне они не играют сколько-нибудь заметной роли.

Изучение распределения астомат по разным видам хозяев показывает, что большая часть астомат приурочена к строго определенным видам хозяев. Большинству астомат свойственна узкая специфичность: хозяином для них может служить лишь один вид животного.

Строение. Самая характерная особенность этого отряда отражена в его названии — инфузории астоматы лишены ротового отверстия. Их питание осуществляется всасыванием питательных веществ всей поверхностью тела. Поскольку оформ-

ленной пищи астоматы не поглощают, пищеварительные вакуоли у них не образуются. Многие черты строения астомат связаны с приспособлением к жизни в кишечнике. Через кишечник постоянно осуществляется движение пищи, иногда довольно активное. Паразиты кишечника, чтобы не быть вынесенными наружу (что равнозначно гибели), должны обладать приспособлениями, направленными на то, чтобы удержаться в кишечнике. Эти приспособления выражены не только у инфузорий, но и у всех других групп кишечных паразитов, к какой бы систематической группе они ни относились и в каких бы хозяевах ни паразитировали. Мы увидим это в дальнейшем, при знакомстве с разными группами паразитических червей.

Тело всех паразитирующих в кишечнике олигохет астомат вытянуто в длину, что способствует их движению в просвете кишечника. Ресничный покров всегда хорошо развит, реснички покрывают все тело инфузорий и расположены тесными продольными рядами.

В простейшем случае, например у представителей рода *аноплофрий* (Anoplophrya, рис. 100, *Г*), никаких особых прикрепительных и опорных образований не развивается. Но у большинства видов других родов имеются разнообразные и подчас довольно сложные структуры двух категорий — опорные и прикрепительные, являющиеся формами приспособления к кишечному паразитизму.

Опорные скелетные образования развиваются преимущественно на переднем конце тела, которому приходится испытывать механические воздействия и преодолевать препятствия, проталкиваясь в просвете кишечника между частицами пищи. У видов рода *радиофрий* (Radiophrya) на переднем конце с одной стороны тела (которую условно считают брюшной) располагаются очень прочные эластичные ребра (спикулы), лежащие в поверхностном слое эктоплазмы (рис. 100, *Б*,*В*,*Д*). У видов рода *менилелла* (Mesnilella) тоже имеются опорные лучи (спикулы), которые на большей части своего протяжения лежат в более глубоких слоях цитоплазмы (в эндоплазме, рис. 100, *А*). Аналогично устроенные опорные образования развиты и у видов некоторых других родов астомат.

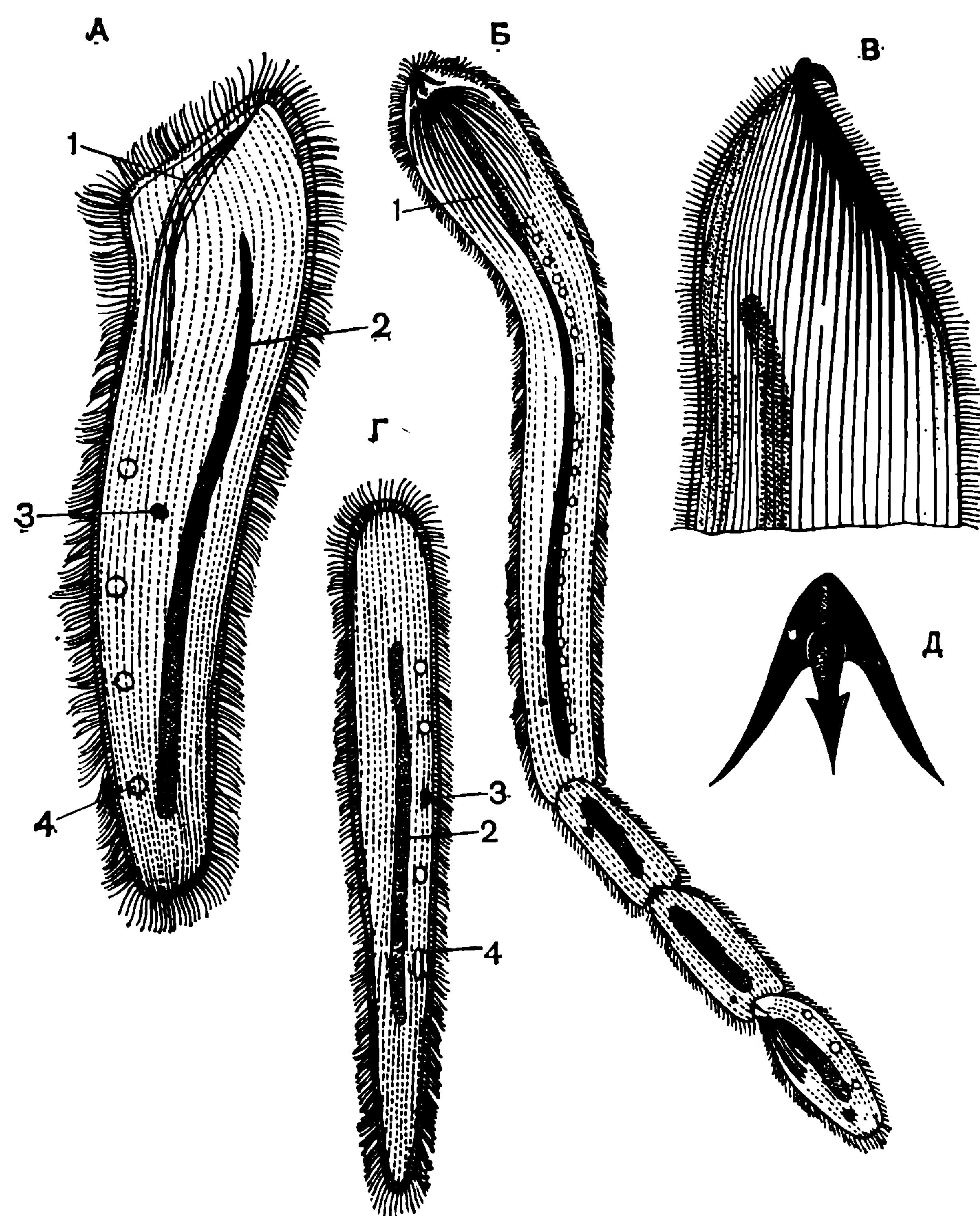
У многих представителей этой интересной группы инфузорий имеются специальные структуры, позволяющие паразиту прочно прикрепляться к стенке кишечника. У известной уже нам радиофрии на самом переднем конце торчит наружу острый зубец, подвижно сочленяющийся с особыми опорными образованиями, имеющими форму наконечника стрелы. При помощи этого зубца радиофрия может прочно прикрепляться (зацепляться) к стенке кишечника.

Другим типом прикрепительных образований астомат, но менее распространенным, являются присоски на переднем конце тела. Такой прикрепительный аппарат развит у видов рода *гаптофрий* (Haptophrya). Разные виды этого рода паразитируют в очень несхожих друг с другом хозяевах: одни — в *ресничных червях* (турбелляриях), другие — в *земноводных*.

При изучении прикрепительных аппаратов паразитирующих в кишечнике различных хозяев инфузорий астомат обращает на себя внимание их большое сходство с аналогичными органами у других групп паразитов. Например, у *ленточных червей* (см. с. 286) основными формами органов прикрепления являются присоски и крючья. У инфузорий астомат — одноклеточных организмов — возникают структуры, весьма напоминающие органы прикрепления сложных многоклеточных животных (ленточные черви). Возникновение сходных структур (конвергенция), выполняющих аналогичную функцию у животных, относящихся к совершенно различным группам животного мира, связано с приспособлением к сходным условиям существования, в данном случае с приспособлением паразитов к жизни в кишечнике хозяев.

Рис. 100. Безротые инфузории отряда Astomata:

А — Mesnilella maritui; *Б* — Radiophrya hoplites с почками на заднем конце; *В* — R. hoplites, передний конец с прикрепительным аппаратом; *Г* — Anoplophrya teleuscolicis; *Д* — изолированный прикрепительный аппарат; *1* — скелетные лучи; *2* — макронуклеус; *3* — микронуклеус; *4* — сократительная вакуоль.



Размножение. Бесполое размножение у некоторых инфузорий астомат протекает своеобразно. Вместо поперечного деления надвое, свойственного большинству инфузорий (с. 98), у многих астомат происходит неравномерное деление (почкование). При этом почки, отделяющиеся на заднем конце, некоторое время остаются связанными с материнской особью (рис. 100, *Б*). В результате получаются цепочки, состоящие из передней крупной и задних более мелких особей (п о ч е к). В дальнейшем почки постепенно отделяются от цепочки и переходят к самостоятельному существованию. Эта своеобразная форма размножения широко распространена, например, у радиофрии. Возникающие в результате почкования цепочки некоторых астомат напоминают по внешнему виду цепочки ленточных червей. Здесь мы вновь встречаемся с явлением конвергенции.

Ядерный аппарат астомат имеет характерную для инфузорий структуру: макронуклеус, чаще всего лентовидной формы (рис. 100), и один микронуклеус. Сократительные вакуоли обычно хорошо развиты. У большинства видов имеется несколько (иногда свыше десятка) сократительных вакуолей, расположенных в один продольный ряд.

Несмотря на большое количество исследований, посвященных изучению инфузорий астомат, одна очень важная сторона их биологии остается совершенно неясной: каким образом происходит передача инфузорий от одной особи хозяина к другой? Никогда еще не удавалось наблюдать образование цист у этих инфузорий. Поэтому высказывают предположение, что заражение происходит активно — подвижными стадиями.

Инфузории астоматы представляют собой яркий пример глубокого приспособления инфузорий к паразитическому образу жизни. Это приспособление отразилось на различных сторонах их организации (скелет, органоиды прикрепления) и жизненных отправлений. Они утеряли характерный для инфузорий способ питания и перешли к осмотическому питанию.

ИНФУЗОРИИ КИШЕЧНИКА МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Разнообразный комплекс паразитических инфузорий обитает в кишечнике морских ежей. *Морские ежи* — богатый видами класс морских беспозвоночных животных, относящихся к типу *иглокожих*. Размеры морских ежей различны, но у большинства встречающихся в наших водах видов поперечник их почти шаровидного тела составляет 5—10 см.

Очень многочисленны морские ежи в прибрежной зоне наших северных (Баренцево) и дальневосточных морей (Японского моря, тихоокеанского побережья Курильских островов). Большинство морских ежей питается растительной пищей, главным образом водорослями, которые они соскабливают с подводных предметов особыми острыми «зубами», окружающими ротовое отверстие. В кишечнике этих растительноядных ежей имеется богатая фауна инфузорий. Нередко они развиваются здесь в массовом количестве, и содержимое кишечника морского ежа под микроскопом почти так же «кишит» инфузориями, как содержимое рубца жвачных. Нужно сказать, что кроме глубоких различий в условиях жизни инфузорий кишечника морского ежа и рубца жвачного имеются и некоторые черты сходства. Они заключаются в том, что и там и здесь инфузории живут в среде, очень богатой растительными остатками. В настоящее время известно свыше 50 видов инфузорий, обитающих в кишечнике морских ежей, которые встречаются только в прибрежной зоне, где ежи питаются водорослями. На больших глубинах, где водоросли уже не растут, инфузорий в морских ежах нет.

Что же представляет собой фауна паразитических инфузорий кишечника морских ежей в отношении систематического состава? Оказывается, что в кишечнике морских ежей встречаются представители разных отрядов и семейств инфузорий. На рисунке 101 изображены некоторые характерные представители этой фауны из кишечника морских ежей, обитающих в прибрежных водах Японского моря в окрестностях Владивостока. Интересно отметить, что некоторые из видов инфузорий из кишечника морских ежей относятся к родам, имеющим свободноживущие виды. У них нет тех глубоких приспособлений, которые можно видеть у *энтодиниоморф* (Entodiniomorpha) к жизни в кишечнике копытных или у *астомат* (Astomata) к жизни в кишечнике малощетинковых кольчецов. Лишь у некоторых видов, например у *энторипидиум* (Entorhipidium), развиваются скелетные лучи (подобно радиофриям, рис. 100). Другие же виды мало чем отличаются от свободноживущих инфузорий.

По образу жизни и характеру питания большинство инфузорий кишечника морских ежей растительноядны. Они питаются водорослями, которые в большом количестве наполняют кишечник хозяина. Некоторые виды довольно «привередливы» в выборе пищи. Например, стробилидий (рис. 101, *А*) питается почти исключительно крупными диатомовыми водорослями. Имеются здесь и хищники, поедающие представителей других, более мелких видов инфузорий.

У инфузорий из кишечника морских ежей, в отличие от астомат, не наблюдается какой-либо строгой приуроченности к определенным видам хозяев. Они живут в самых разных видах морских ежей, питающихся водорослями.

Простейшие из кишечника морских ежей хотя и ведут эндопаразитический образ жизни, но почти не отличаются от свободноживущих родичей. Вероятно, эти инфузории относительно недавно

перешли к паразитизму. Этот переход осуществлялся независимо для разных видов. В новых условиях паразитической жизни они нашли среду, не очень отличающуюся от морской воды. В кишечнике морских ежей всегда много заглоченной вместе с пищей воды и много водорослей на разных стадиях переваривания. Эти условия оказались весьма благоприятными для жизни инфузорий, которые и размножаются здесь в больших количествах.

Пути заражения морских ежей инфузориями не изучены. Однако здесь с большой долей вероятности можно допустить, что оно происходит активными свободноплавающими формами. Дело в том, что инфузории из кишечника морских ежей могут длительное время (многие часы) жить в морской воде. Однако они настолько приспособились к жизни в кишечнике ежей, что вне тела их, в морской воде, погибают.

Заканчивая знакомство с инфузориями, следует еще раз подчеркнуть, что они представляют собой богатую видами, обширную и процветающую группу животного мира. Оставаясь на уровне клеточной организации, инфузории достигли по сравнению с другими классами простейших наибольшей сложности строения и функций. Особенно существенную роль в этом прогрессивном развитии сыграло, вероятно, преобразование ядерного аппарата и возникновение ядерного дуализма (качественной неравноценности ядер). Богатство макронуклеуса ДНК связано с активными процессами обмена веществ, с энергично протекающими процессами синтеза белков.

Организация инфузорий оказалась очень пластичной, что позволило им приспособиться к различным средам обитания в морской и пресной воде и дать разнообразные паразитические формы.

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОСТЕЙШИХ

Мы подошли к концу нашего обзора строения и образа жизни обширного подцарства животного мира — простейших. Характерная их особенность — одноклеточность. В отношении строения простейшие — клетки. Однако они несравнимы с клетками многоклеточных организмов, потому что сами являются организмами. Таким образом, простейшие — организмы на клеточном уровне организации. Некоторые высокоорганизованные простейшие, обладающие многими ядрами, как бы выходят за морфологические пределы строения клетки, что дает основание некоторым ученым называть таких простейших «надклеточными».

Простейшие прошли длинный путь эволюционного развития и дали огромное разнообразие форм, приспособленных к самым различным условиям жизни. В основе родословного ствола простейших стоят два типа: *саркодовые* и *жгутиконосцы*. До сих пор в науке дебатируется вопрос, какой из них более примитивный. С одной стороны, низшие представители саркодовых (амебы) обладают самым примитивным строением. Но жгутиконосцы обнаруживают наибольшую пластичность типа обмена веществ и стоят как бы на границе между животным и растительным миром. В жизненном цикле некоторых саркодовых (например, фораминифер) имеются жгутиковые стадии (гаметы), что указывает на их связь со жгутиконосцами. Очевидно, что ни современные сарко-

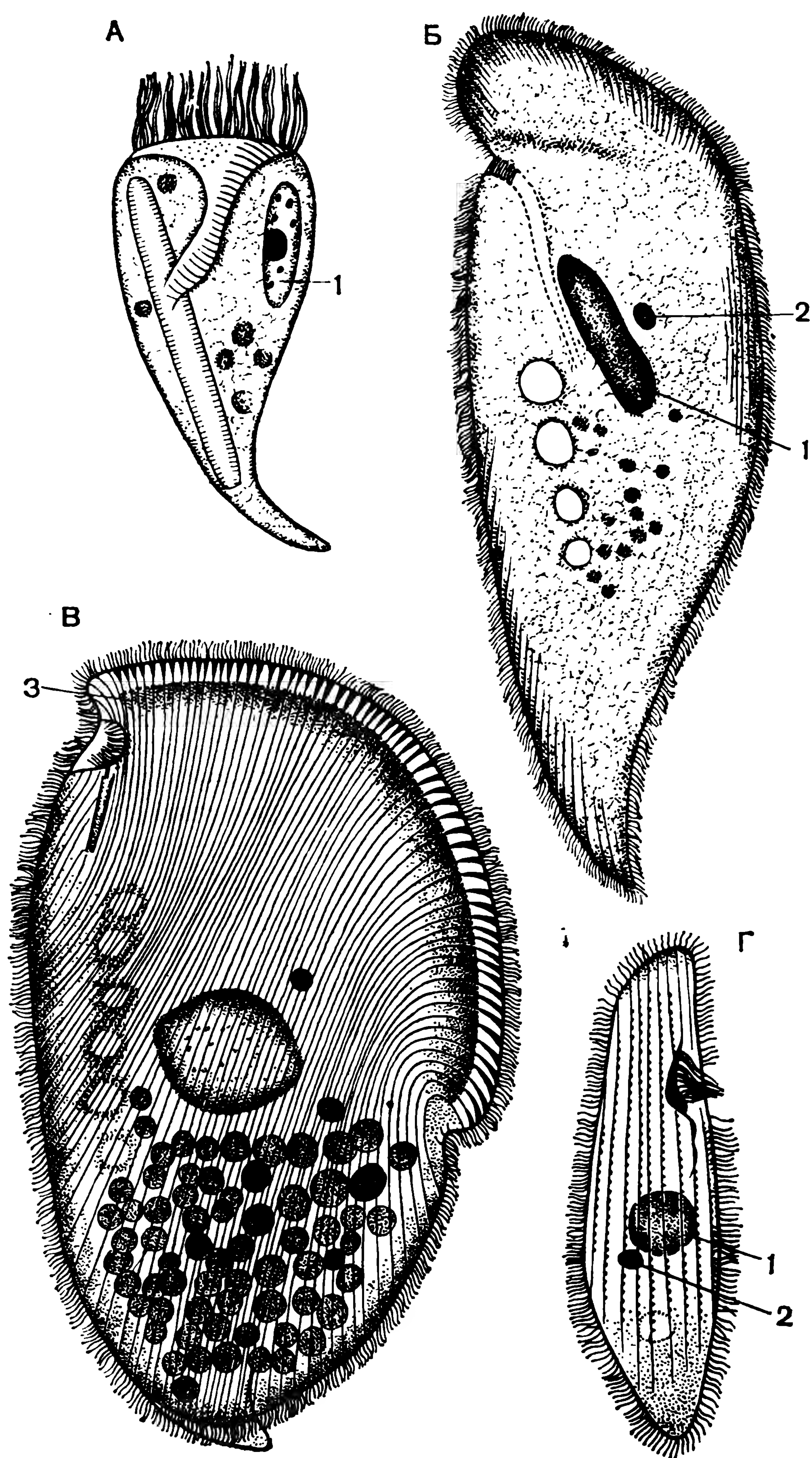


Рис. 101. Инфузории, живущие в кишечнике морских ежей:

А — Strobilidium rapulum; *Б* — Entorhipidium tenue; *В* — Entorhipidium triangularis; *Г* — Entodiscus indomitus; *1* — макронуклеус; *2* — микронуклеус; *3* — скелетные лучи.

довые, ни современные жгутиконосцы не могут быть исходной группой эволюции животного мира, ибо они сами прошли большой путь исторического развития и выработали многочисленные приспособления к современным условиям жизни на Земле. Вероятно, оба этих класса современных простейших следует рассматривать как два ствола в эволюции, берущих свое начало от древних, не сохранившихся до наших дней форм, которые жили на заре развития жизни на нашей планете.

В отношении низших групп простейших (жгутиковых и саркодовых) некоторые ученые высказывают предположение, что они имеют полифилетическое происхождение, т. е. возникают от разных групп, имеют разные эволюционные корни. Например, бесцветных жгутиконосцев связывают с разными группами зеленых аутотрофных жгутиковых, считая, что бесцветные формы возникали независимо друг от друга в результате утери способности к аутотрофному питанию и переходу к гетеротрофному обмену веществ. Так, отряды кинетопластид и воротничковых жгутиконосцев, возможно, возникли от разных предковых форм. Сказанное относится и к амебам, которых отдельные ученые рассматривают как упростившиеся формы, имеющие различное происхождение, и допускают, что сходство разных амеб может иметь вторичное происхождение вследствие конвергенции, т. е. схождения признаков в результате приспособления к сходным условиям жизни.

В дальнейшей эволюции простейших произошли изменения различного характера. Некоторые из них привели к общему повышению уровня организации, повышению активности, интенсивности жизненных процессов. К числу таких филогенетических (эволюционных) преобразований следует, например, отнести развитие органоидов движения и захвата пищи, которое достигло высокого совершенства в типе инфузорий. Бесспорно, что реснички представляют собой органоиды, соответствующие (гомологичные) жгутикам. В то время как у жгутиконосцев, за немногими исключениями, число жгутиков невелико, у инфузорий число ресничек достигло многих тысяч. Развитие ресничного аппарата резко повысило активность простейших, сделало более многообразными и сложными формы их взаимоотношений со средой, формы реакций на внешние раздражения. Наличие дифференцированного ресничного аппарата, бесспорно, явилось одной из основных причин прогрессивной эволюции в классе инфузорий, где возникло большое многообразие форм, приспособленных к разным средам обитания.

Развитие ресничного аппарата инфузорий — пример таких эволюционных изменений, которые были названы академиком А. Н. Северцовым (1866—1936) ароморфозами.

У простейших, как это было подчеркнуто В. А. Догелем (1882—1955), изменения типа ароморфозов обычно связаны с увеличением числа органоидов, т. е. происходит их полимеризация. Развитие ресничного аппарата у инфузорий — типичный пример такого изменения. Другим примером ароморфоза в эволюции инфузорий может служить их ядерный аппарат. Мы рассмотрели выше особенности строения ядра инфузорий (с. 97). Ядерный дуализм инфузорий (наличие микронуклеуса и макронуклеуса) сопровождался увеличением в составе *Ма* числа хромосом. Поскольку хромосомы связаны с основными синтетическими процессами в клетке, в первую очередь с синтезом белков, этот процесс привел к общему повышению интенсивности основных жизненных функций. И здесь произошла полимеризация, затронувшая хромосомные комплексы ядра.

Инфузории — одна из наиболее многочисленных и прогрессивных групп простейших; происходят от жгутиконосцев. Об этом говорит полное морфологическое сходство их органоидов движения. Этот этап эволюции был связан с двумя большими ароморфозами: один из них затрагивал органоиды движения, второй — ядерный аппарат. Оба эти типа изменений связаны между собой, так как оба ведут к повышению жизнедеятельности и усложнению форм взаимосвязей с внешней средой.

Наряду с ароморфозами существует и другой тип эволюционных изменений, выражающихся в выработке приспособлений (адаптаций) к определенным условиям существования. Этот тип эволюционных изменений А. Н. Северцов назвал идиоадаптациями. В эволюции простейших этот тип изменений играл очень большую роль. Выше, при рассмотрении разных типов простейших, приведены многочисленные примеры идиоадаптивных изменений: приспособления к планктонному образу жизни у разных групп простейших, приспособления к жизни в песке у инфузорий (с. 109), образование защитных оболочек ооцист у кокцидий и многое другое.

Приспособления к различным конкретным средам обитания у простейших носят разнообразный характер, обеспечивший широкое распространение этого подцарства в самых разных средах обитания.

Следует еще остановиться на вопросе о паразитизме у простейших. У простейших переход от свободного образа жизни к паразитизму распространен очень широко. Паразитические формы мы встречаем среди всех типов Protozoa. Кроме того, типы *споровики* и *книдоспоридии* целиком состоят из паразитов. Споровики взяли начало от *жгутиконосцев*, книдоспоридии — от *саркодовых* (с. 92). По ходу эволюции паразитических групп простейших у них выработались сложные жизненные циклы, обеспечивающие как размножение паразитов, так и их широкое распространение в природе.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

(METAZOA)

НАДРАЗДЕЛ ФАГОЦИТЕЛЛОЗОИ

(PHAGOCYTELLOZOA)

ТИП ПЛАСТИНЧАТЫЕ

(PLACOZOA)

В зоологии недавно произошло важное событие — установлен новый тип *пластинчатых* (Placozoa) для одного из наиболее удивительных животных — Trichoplax adhaerens. Строение и образ жизни этого крошечного ползающего морского существа поражают примитивностью и заставляют видеть в нем реликт первобытных давно вымерших многоклеточных животных.

История изучения *трихоплакса* необычна. Он был обнаружен в 1883 г. известным немецким зоологом Ф. Шульце в морском аквариуме университета в Граце (Австрия) и описан им с большой подробностью. Работа Шульце сразу привлекла внимание ученых, и многие сочли трихоплакса формой, стоящей между простейшими и многоклеточными животными. Однако в начале XX столетия без достаточных оснований трихоплакс был объявлен своеобразной личинкой одной медузы, после чего интерес к нему был утрачен. Лишь в 1971 г. немецкий протозоолог К. Грелль неожиданно обнаружил, что трихоплаксы в лабораторных культурах размножаются половым путем и, следовательно, являются не личинками, а взрослыми организмами. Удалось даже проследить первые стадии дробления яиц. Это замечательное открытие вернуло трихоплаксу былую славу реликтового существа.

Трихоплакс — тонкий пластинкообразный организм не более 4 мм в поперечнике, без переднего и заднего концов, почти непрерывно меняющий очертания и, подобно амебе (рис. 102), медленно ползающий по поверхности водорослей. Рот отсутствует; нет никаких органов. Движение неупорядоченно — то в одну, то в другую сторону. Снаружи тело одето слоем мерцательных клеток, внутреннее пространство заполнено рыхлой тканью из веретеновидных и звездчатых амебоидных клеток (рис. 103). Размножение происходит делением надвое (рис. 104). Более детальные данные о строении трихоплакса сообщены Греллем. Наружный клеточный слой слагается из жгутиковых клеток. На «брюшной» стороне он представлен высоким эпителием, а на «спинной» поверхности очень уплощен. Промежуточный слой тела

Рис. 102. Трихоплакс.
Изменения очертаний одной особи, зарисованные через каждые 10 мин.

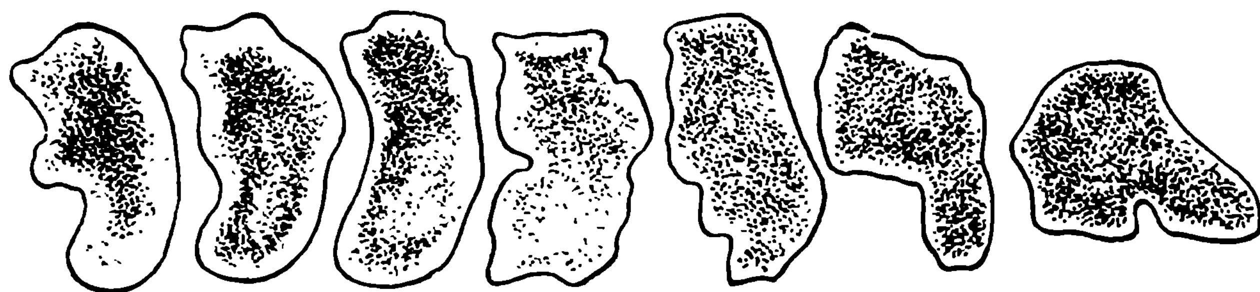
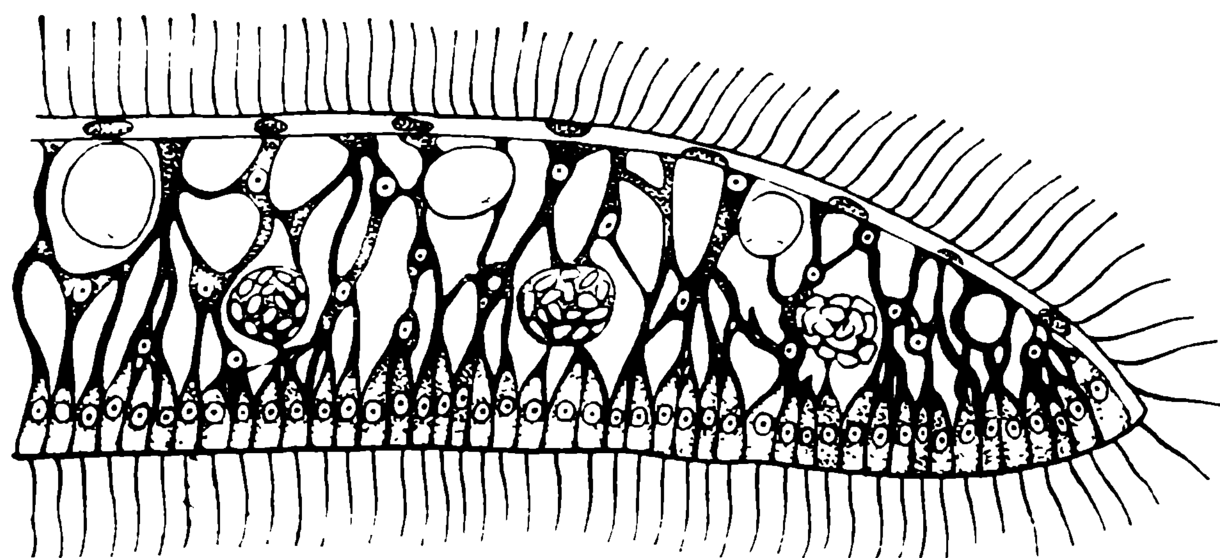


Рис. 103. Трихоплакс.
Разрез тела.



состоит только из «веретеновидных» клеток, пространство между которыми заполнено только жидкостью. Но, по другим данным, здесь находятся, кроме того, многочисленные амебоидные клетки, интенсивно мигрирующие сюда из толщи «брюшного» эпителия (рис. 105). Таким образом, ткань промежуточного слоя в действительности представляет собой паренхиму, тогда как наружный жгутиковый слой вполне заслуживает название эктодермы.

Веретеновидные клетки — самые дифференцированные элементы паренхимы. Их отростки прикрепляются к «спинному» и «брюшному» эпителиям. Рядом с ядром в каждой такой клетке лежит так называемый митохондриальный комплекс — тельце, состоящее из чередующихся слоев крупных митохондрий и тонкозернистого вещества (рис. 106). Рядом с комплексом обычно лежит крупная пищеварительная вакуоль, содержимое которой обнаруживает картину распада и состоит из комков разрыхленной зернистой массы, из обрывков мембран и остатков других клеточных органелл. Среди них сам Грелль обнаружил даже характерные легко определяемые зерна крахмала, принадлежащие жгутиконосцам Cryptomonas, которыми питается трихоплакс. Несмотря на столь очевидное свидетельство в пользу внутриклеточного пищеварения (фагоцитоза), К. Грелль отрицает его у трихоплакса, полагая, что все питание получается только в результате наружного пищеварения. По его наблюдениям, ползущее животное прикрывает своим телом скопления пищевых частиц на поверхности субстрата (например, кучки жгутиконосцев Cryptomonas) и выделяет на них пищеварительные ферменты. Растворенные в воде питательные вещества всасываются затем всей поверхностью тела. Вероятно, пищеварение в такой форме имеет место, но это, разумеется, не исключает фагоцитоза.

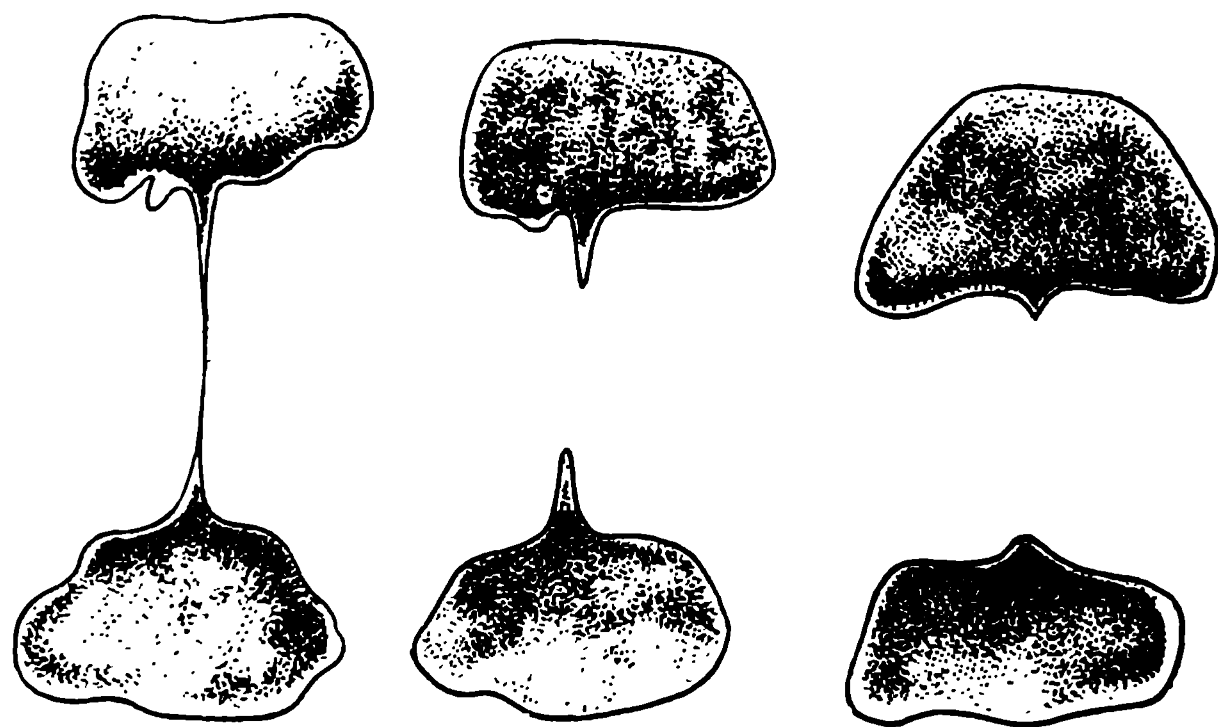


Рис. 104. Три конечные стадии бесполого размножения делением надвое.

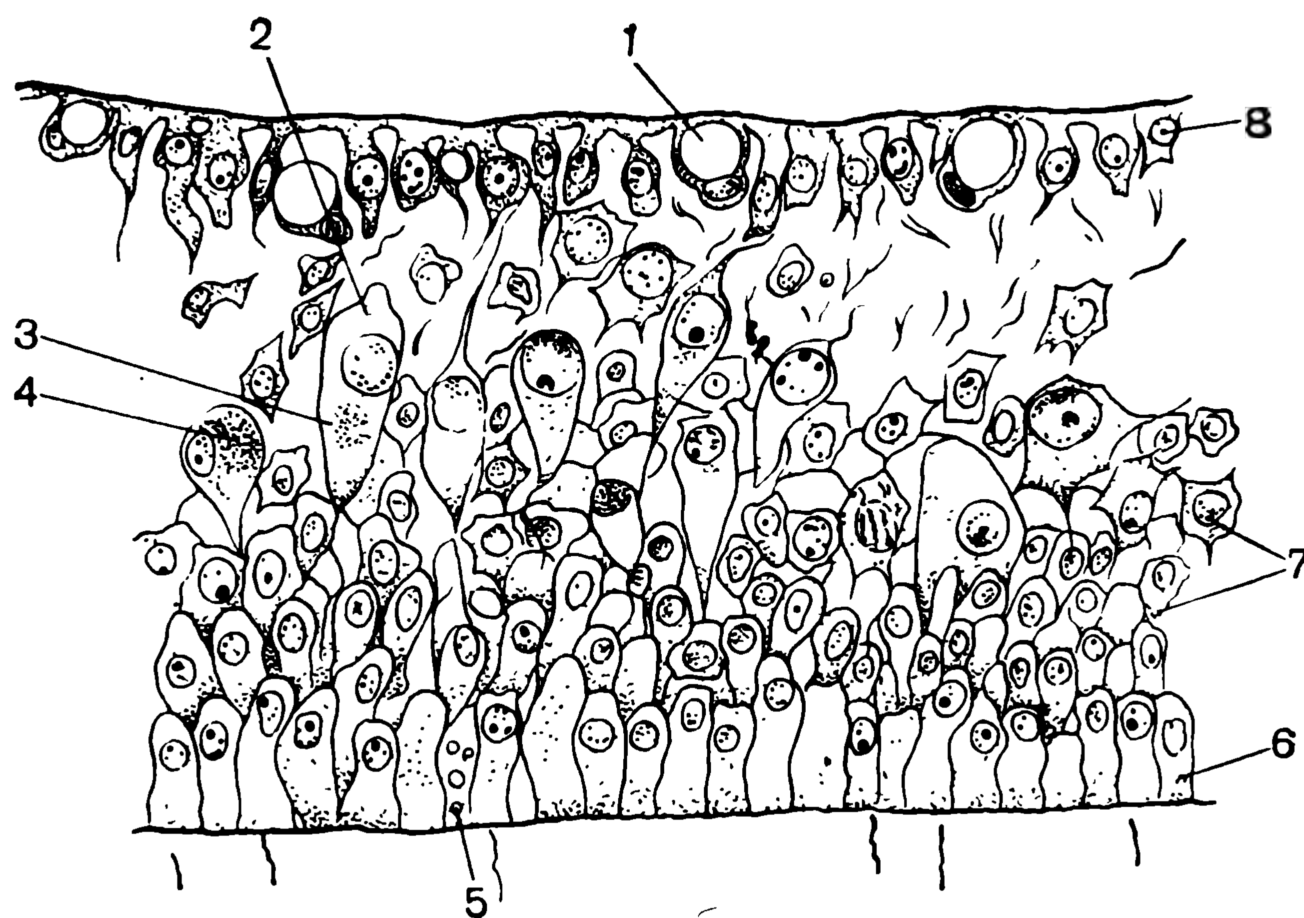


Рис. 105. Схема разреза трихоплакса:

1 — веретеновидная клетка; *2* — дегенерирующая клетка; *3* — амебоидная клетка; *4* — «спинной» эпителий; *5* — «брюшной» эпителий; *6* — пищеварительная вакуоль; *7* — митохондриальный комплекс; *8* — жир.

Полное равномерное дробление яйца было прослежено до плотной 32-клеточной стадии. Оплодотворение амебоидного яйца, содержащего желточные включения, не наблюдалось, но сперматозоиды описаны; они мелки, амебообразны и лишены жгута. Бесполое размножение происходит делением и почкованием.

Подобно многим низшим животным, трихоплакс обладает высокой способностью к регенерации. Изолированные друг от друга действием некоторых веществ клетки трихоплакса способны сползаться в небольшие агрегаты, которые постепенно развиваются в молодых животных, подобно тому как это происходит и в опытах с губками. В клетках трихоплакса оказалось ДНК на треть меньше, чем в клетках губок. Организация Trichoplax представляет исключительный интерес для проблемы происхождения многоклеточных животных. Среди многочисленных гипотез, пытающихся объяснить этот важнейший этап в эволюции животного мира, наиболее вероятны две концепции — Э. Геккеля (1874) и И. И. Мечникова (1886). Они считают, что протозойными предками многоклеточных были колонии жгутиконосцев.

Согласно популярной до сих пор теории Э. Геккеля, первичная колония — «бластея» была шаровидным однослойным, полым внутри организмом, о котором дает представление стадия зародышевого развития многих многоклеточных животных, называемая б л а с т у л о й. В процессе эволюции одна половина бластеи впятилась в другую (рис. 107); предполагается, что так возникла первичная кишечная полость, выстланная энтодермой и открывающаяся наружу ротовым отверстием. Этот двуслойный предок всех Metazoa — «гастрея» — плавал с помощью жгутиков эктодермы и размножался половым путем. Гастрея должна была обладать, следовательно, эпителиальным кишечником и полостным пищеварени-



Рис. 106. Трихоплакс.

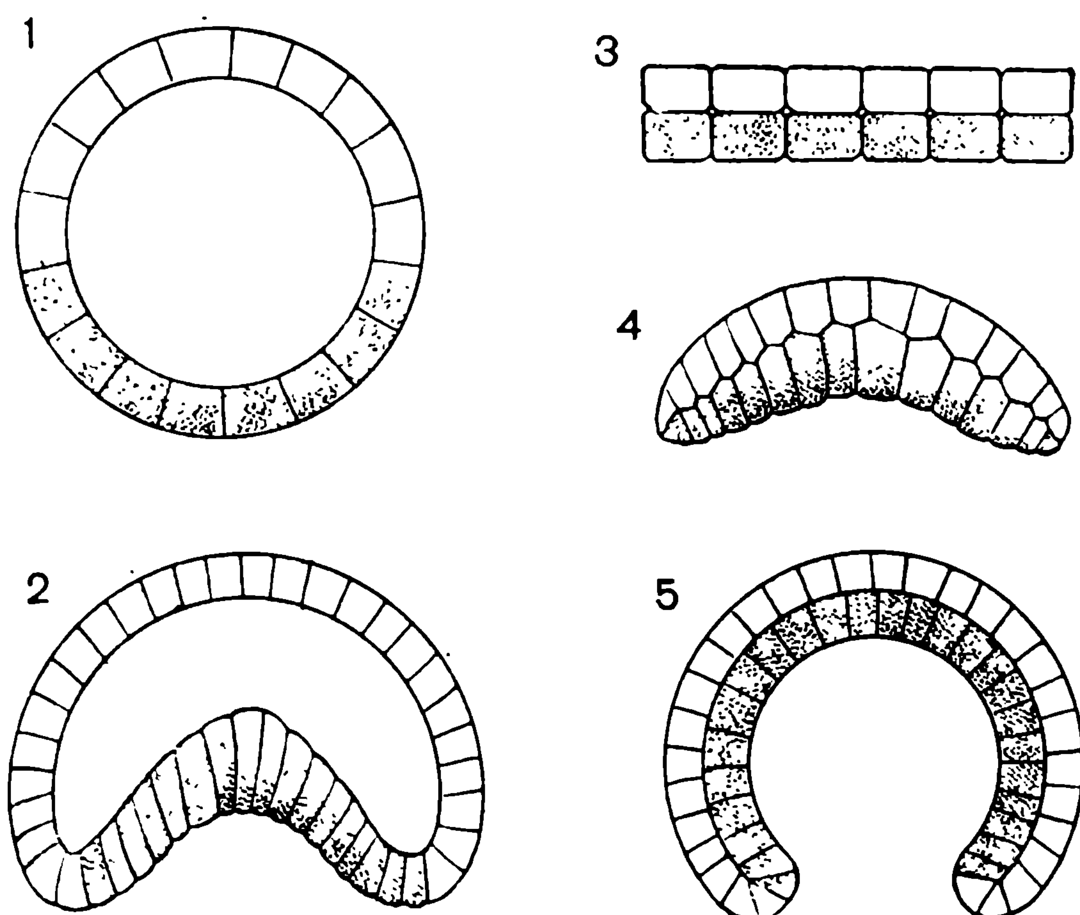
Часть веретеновидной клетки по данным электронной микроскопии: *1* — пищеварительная вакуоль; *2* — митохондриальный комплекс.

ем и заглатывать крупную добычу. От гастреи прежде всего произошли двуслойные животные — кишечнополостные, т. е. стрекающие и гребневики.

В 1884 г., через год после первоописания Trichoplax, Бючли, «улучшая» теорию гастреи, предположил, что стадией, предшествующей гастрее, был не свободноплавающий бластулообразный организм (как думал сам Геккель), а лежащая на

Рис. 107. Схема происхождения гастреобразного предка Metazoa из колонии простейших:

1 — шаровидная бластея; *2* — впячивание стенки шаровидной бластеи; *3* — двуслойная пластинкообразная колония — плакула; *4*, *5* — искривление плакулы. Питающие клетки (позднее эктодерма) покрыты точками.



дне двуслойная клеточная пластинка, так называемая плакула. Изгибаясь и выпячиваясь на одну сторону, плакула будто бы в конце концов образовала чашеобразную гастрею (рис. 107). Позднее Бючли сам отказался от этой гипотезы.

В основе теории Мечникова лежат результаты его собственных обширных исследований. У предков Metazoa мыслим только примитивный, внутриклеточный тип пищеварения — фагоцитоз. Образование же двуслойной филогенетической стадии скорее всего осуществлялось не впячиванием стенки тела, как полагал Геккель, а путем выселения из эктодермы отдельных клеток во внутреннюю полость, где за их счет формировался зачаток первичной паренхимы (рис. 108). Лишь впоследствии в этом зачатке появилась кишечная полость, а еще позже прорвалось ротовое отверстие.

Сначала выселение клеток внутрь было связано с процессом фагоцитоза. Жгутиковые клетки эктодермы захватывали пищевые частицы, перегружались пищеварительными вакуолями, утратив свой жгут, погружались внутрь. Тут они переваривали свою пищу, после чего, вероятно, могли снова входить в состав эктодермальной стенки тела. Со временем они утратили эту способность и превратились в блуждающие пищеварительные клетки — фагоциты и оседлые опорные элементы паренхимы. Предполагаемого предка Metazoa Мечников назвал *фагоцителлой*.

Без сомнения, все, что мы знаем и можем узнать в будущем о трихоплаксе и его сородичах, представителях Placozoa, имеет первостепенное значение для суждения о самых ранних этапах эволюции Metazoa. Следуя старой концепции Бючли, Грелль видит в трихоплаксе живую модель гипотетической плакулы, что, по его мнению, свидетельствует о правильности теории гастреи.

Основное доказательство он видит в наличии у трихоплакса исключительно наружного пищеварения, которое якобы стало кишечным и полостным, когда предки многоклеточных достигли эволюционной стадии гастреи. Внутриклеточное пищеварение у трихоплакса Грелль решительно отрицает, несмотря на им же самим обнаруженные большие вакуоли в веретеновидных клетках паренхимы, содержащие характерные пищевые частицы (рис. 106). Спор, возникший по этому поводу, разрешился лишь в 1986 г., когда немецкий зоолог Г. Вендерот экспериментально доказал фагоцитарную природу упомянутых вакуолей в клетках паренхимы. Для кормления трихоплаксов, разводимых в лабораторных культурах, Вендерот употребил убитые дрожжевые клетки. Оказалось, что трихоплакс питается преимущественно путем фагоцитоза. Пищевые частицы (дрожжи) загоняются биением жгутиков животного на его «спинную» поверхность, где и поглощаются веретеновидными клетками паренхимы.

Последние перемещаются в область «спинного» эпителия и здесь через поры между его клетками заглатывают мелкие пищевые организмы. Затем нагруженные большой пищеварительной вакуолью они занимают свое обычное положение в толще паренхимы (рис. 105). Этот способ питания, очень удачно названный Вендеротом «трансэпителиальной цитофагией», полностью отвечает предположениям И. И. Мечникова о питании гипотетической фагоцителлы. Действительно, в своем знаменитом труде Мечников писал, что мелкие пищевые частицы заглатывались наружными жгутиковыми клетками, но «внутренние амебоидные особи были способны заглатывать и более крупные частицы ... при этом они достигали периферии и через многочисленные поры поверхностного слоя захватывали частицы, соприкасавшиеся с поверхностью колонии». Замечательное открытие Вендерота, разумеется, не исключает и наружного пищеварения посредством ферментов, выделяемых клетками «брюшного» эпителия.

Правильнее, однако, считать трихоплакса организмом, близким к фагоцителле, от которой И. И. Мечников выводил всех Metazoa. От классической фагоцителлы трихоплакс отличается только некоторыми вторичными чертами, вызванными переходом от плавающего образа жизни к крайне медленному и неупорядоченному ползанию по субстрату, а именно утратой передне-задней полярности и сильным уплощением тела. Способность к наружному пищеварению тоже вторична и тоже связана с жизнью на дне.

Выделение трихоплакса в особый тип совершенно правильно, хотя название типа, предложенное Греллем и указывающее на предполагаемое родство с плакулой Бючли, неудачно. Более подходящее название было бы Phagocytellozoa, т. е. фагоцителлообразные животные.

До сих пор известны лишь два представителя типа пластинчатых. Вторым является Treptoplax reptans, найденный в аквариуме Зоологической станции в Неаполе и описанный в конце прошлого столетия, но оставшийся недостаточно изученным. Все остальные довольно многочисленные находки относятся к одному виду — Trichoplax adhaerens, обитающему среди водорослей в прибрежных водах Атлантического океана (у берегов Франции и Англии), Средиземного и Красного морей. Недавно трихоплакс нашли и у берегов Японии в Тихом океане. Нередко трихоплакс обнаруживается в морских аквариумах, куда попадает вместе с водорослями. Несколько лет назад это животное было найдено в Москве в любительских морских аквариумах, в которые предположительно попало из Японского моря, и с тех пор успешно культивируется для научных целей в лабораториях Московского государственного университета.

Вероятно, трихоплакс может стать важнейшим лабораторным животным, очень удобным простотой разведения и исключительно интересным для биологов любого направления глубокой примитивностью.

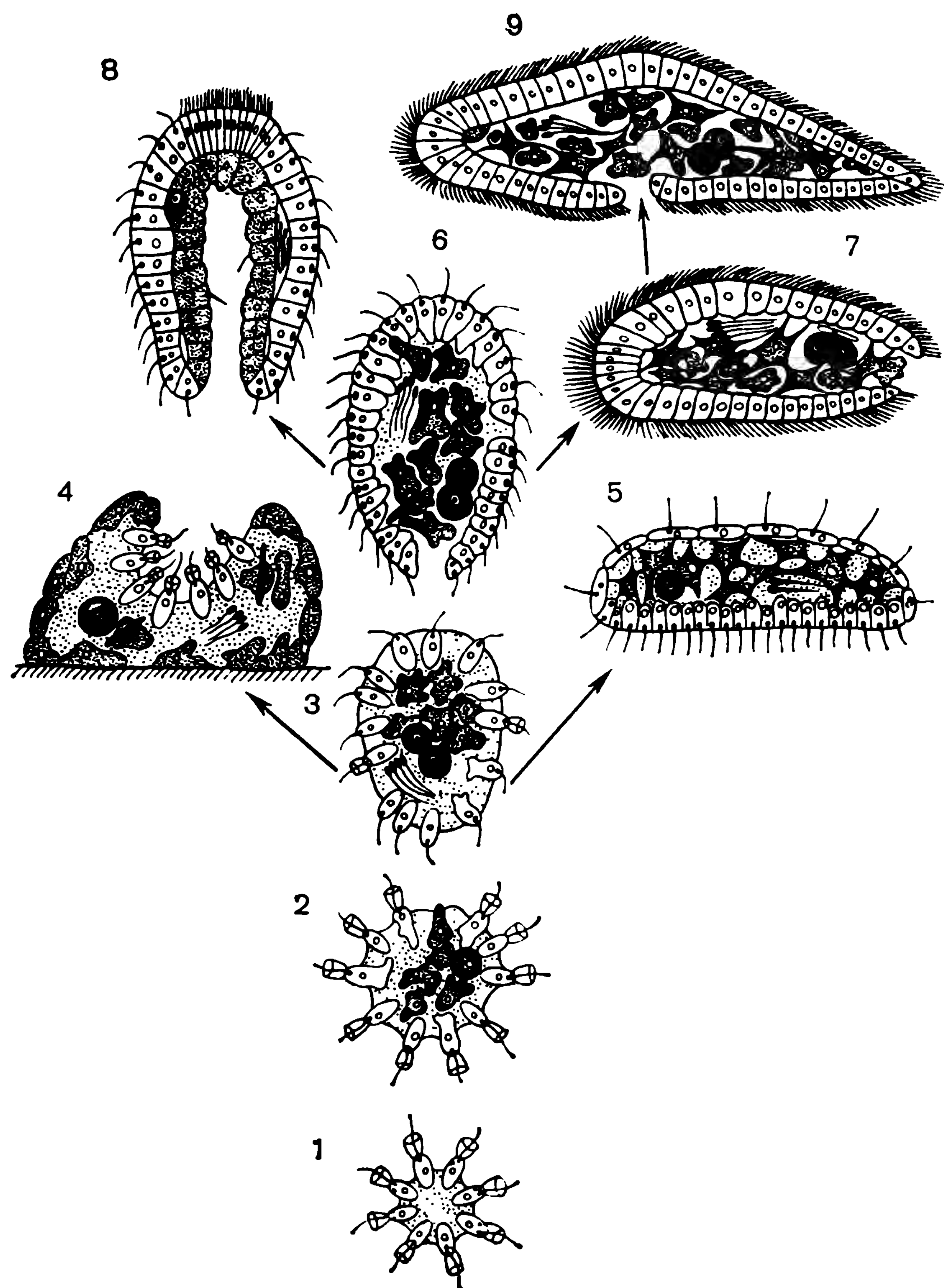


Рис. 108. Главнейшие предполагаемые стадии раннего филогенеза многоклеточных:

1 — колония жгутиконосцев; *2* — миграция клеток жгутиконосцев внутрь; *3* — фагоцителла; *4* — губка; *5* — трихоплакс; *6* — поздняя фагоцителла с ротовым отверстием; *7* — первичное билатериальное животное; *8* — общий предок кишечнополостных; *9* — первичный ресничный червь.

НАДРАЗДЕЛ ПАРАЗОИ (PARAZOA)

ТИП ГУБКИ (PORIFERA, ИЛИ SPONGIA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Губки — исключительно своеобразные животные. Их внешний вид и строение столь необычны, что долгое время не знали, куда отнести эти организмы — к растениям или животным. В средние века и даже значительно позднее они вместе с другими прикрепленными формами (кишечнополостные, мшанки, оболочники и др.) помещались среди так называемых з о о ф и т о в, т. е. существ, промежуточных между растениями и животными. Лишь во второй половине XVIII в., когда подробнее познакомились с жизнедеятельностью губок, не осталось сомнений в их принадлежности к миру животных. Не сразу был решен и вопрос о месте губок в системе животного царства. Вначале ряд зоологов рассматривали эти организмы как простейшие (одноклеточные). Однако благодаря исследованиям И. Мечникова, Ф. Шульце и О. Шмидта, изучавших строение и развитие губок, неопровержимо была доказана принадлежность их к многоклеточным.

У губок клетки тела дифференцированы и имеют тенденцию к образованию тканей, хотя и очень несовершенных. Принадлежность губок к многоклеточным животным подкрепляется наличием у них в жизненном цикле сложного индивидуального развития. Подобно всем многоклеточным, губки в случае полового размножения развиваются из яйца. Оплодотворенное яйцо многократно делится, в результате чего возникает зародыш, клетки которого группируются таким образом, что формируются два различных слоя: наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма). Эти пласты клеток, называемые также з а р о д ы ш е в ы м и л и с т к а м и, при дальнейшем их развитии образуют строго определенные участки тела взрослого организма. Губки относятся к наиболее примитивным многоклеточным, о чем свидетельствуют простота строения их тела и значительная самостоятельность образующих его клеток. Это преимущественно морские неподвижные животные, обычно прикрепленные ко дну или различным подводным предметам.

Тип губок делят на три класса: известковые (Calcispongiae), стеклянные, или шестилучевые (Hyalospongiae), и обыкновенные (Demospongiae). К первым относят губки, скелет которых построен из кальцита (реже арагонита), ко вторым — содержащие шестилучевые кремневые иглы, к третьим — все остальные, т. е. губки, имеющие в составе скелета кремневые четырехлучевые и одноосные иглы, а также роговые губки и очень немногие, совершенно лишенные скелета.

Тип **Губки** (Porifera, или Spongia)
Класс **Известковые губки** (Calcispongiae, или Calcarea)
Подкласс Calcinea
Подкласс Calcaronea
Класс **Стеклянные,** или **Шестилучевые губки** (Hyalospongiae, или Hexactinellida)
Подкласс Hexasterophora
Подкласс Amphidiscophora
Класс **Обыкновенные губки** (Demospongiae)
Отряд Tetraxonida (или Tetractinomorpha)
Отряд Cornacuspongida (или Ceractinomorpha)

ВНЕШНИЙ ВИД И СТРОЕНИЕ ГУБОК

Часто среди *губок* встречаются корковые, комкообразные, подушковидные, обрастания и наросты на камнях, раковинах моллюсков и других

субстратах. Форма тела губок очень разнообразна: стебельчатые, кустистые, шарообразные, бокаловидные, цилиндрические, воронковидные и т. д. (цв. табл. 5—9). Поверхность тела часто неровная, в различной степени игольчатая или даже щетинистая, реже относительно гладкая и ровная. Многие губки имеют мягкое и эластичное тело, некоторые более жесткие или даже твердые. Тело губок легко рвется, ломается или крошится. Разломив губку, можно увидеть, что она состоит из неровной, ноздреватой массы, пронизанной идущими в разных направлениях полостями и каналами.

Размеры губок варьируют в широких пределах: от карликовых, измеряемых миллиметрами, до очень крупных, достигающих 2 м в высоту и даже более. Некоторые губки ярко окрашены: чаще всего в желтый, зеленый, коричневый, оранжевый, красный, реже фиолетовый цвета. При отсутствии пигмента они имеют беловатую или серую окраску. Поверхность тела пронизана мелкими отверстиями, порами, откуда и происходит латинское название этой группы организмов — Porifera, т. е. пористые животные. При всем многообразии внешнего вида губок строение их тела может быть сведено к следующим трем основным типам, получившим названия аскон, сикон и лейкон.

Аскон. В наиболее простом случае губка имеет вид небольшого тонкостенного бокала или мешочка, основанием прикрепленного к субстрату, а отверстием, которое называется устьем, или оскулюмом, обращенного кверху (рис. 109). Стенки тела состоят из двух слоев клеток: наружного (пинакодерма) и внутреннего (хоанодерма). Мешковидная хоанодерма одиночного аскона по существу представляет собой отдельную жгутиковую камеру. Между наружным и внутренним слоями располагается бесструктурное студенистое вещество — мезоглея, в которой содержатся различные клетки. Наружный слой состоит из плоских клеток, образующих кроющий эпителий. Отдельные более крупные его клетки, так называемые пороциты, имеют внутриклеточный канал, ведущий в атриальную полость аскона и открывающийся наружу отверстием. Внутренний слой состоит из воротничковых клеток, или хоаноцитов (рис. 109). Они имеют вытянутую форму, снабжены жгутом, основание которого окружено плазматическим воротничком в виде открытой воронки, обращенной в сторону атриальной полости. В мезоглее содержатся неподвижные колленциты (звездчатые клетки), являющиеся соединительнотканными опорными элементами, склероциты, формирующие скелет губок, подвижные амебоциты, археоциты, которые могут превращаться в различные клетки, в том числе половые. Хоаноциты

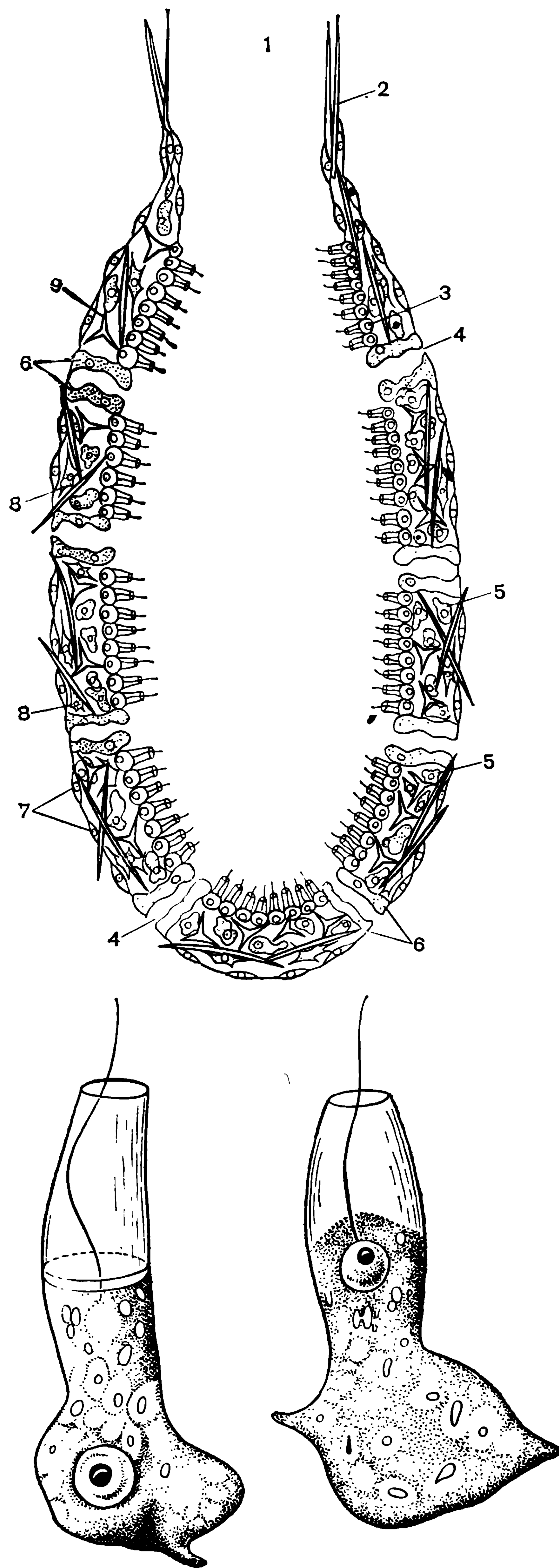


Рис. 109. Строение губок.

Вверху — устройство простейшей губки: *1* — устье; *2* — иглы; *3* — хоаноциты; *4* — поры; *5* — амебоциты; *6* — пороциты; *7* — пинакоциты; *8* — колленциты. *Внизу* — хоаноциты у губок: *слева* — у морского каравая; *справа* — у бодяги.

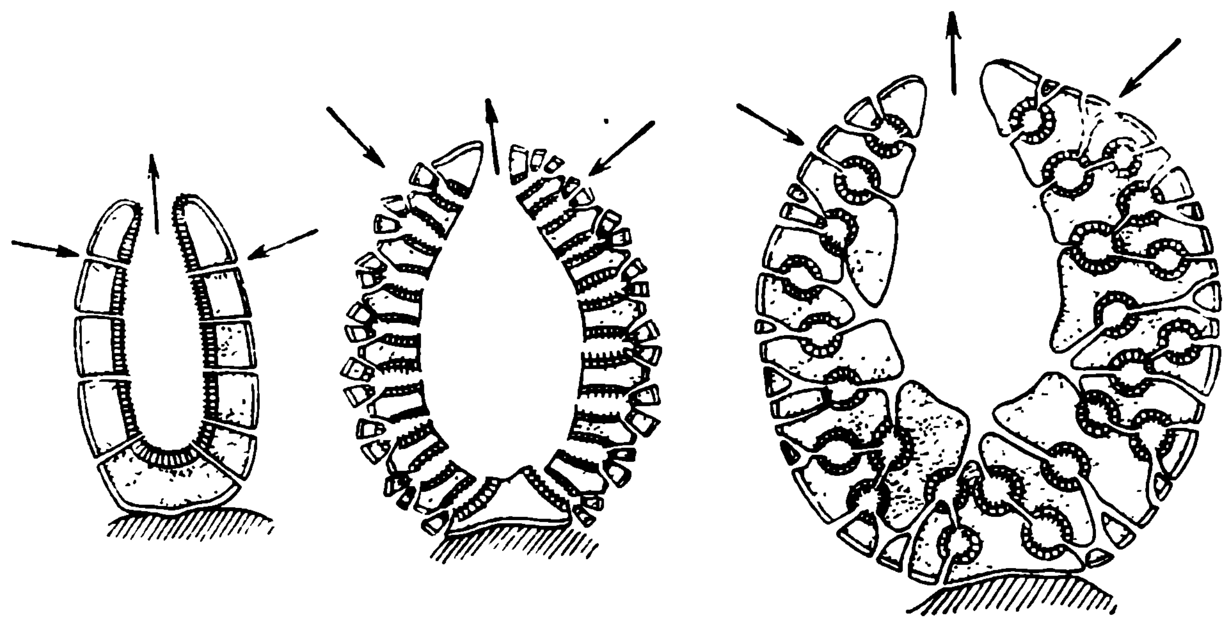


Рис. 110. Различные типы строения ирригационной системы губок:

слева направо — аскон; сикон; лейкон. Стрелки показывают направление тока воды в теле губок.

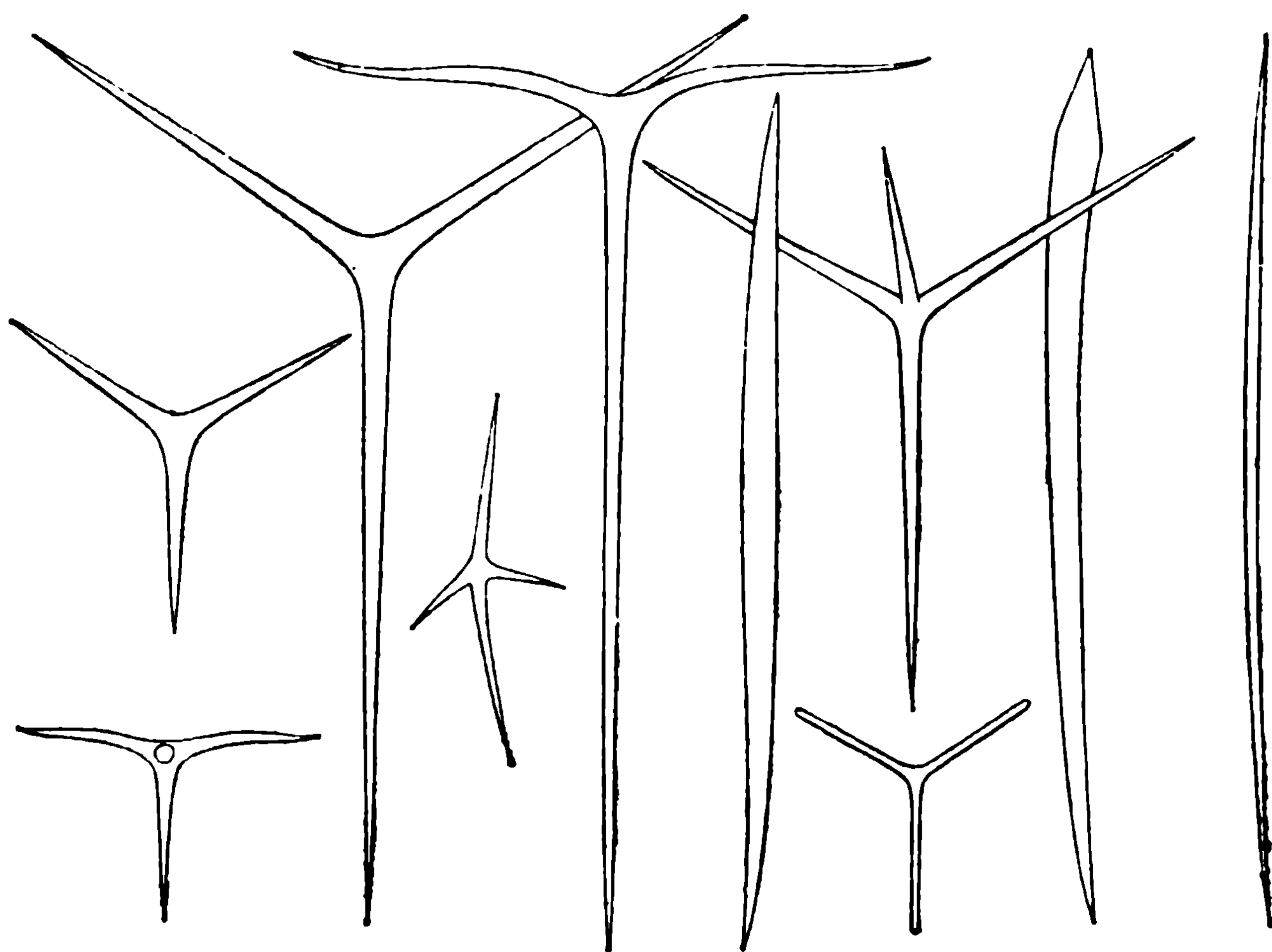


Рис. 111. Различные формы игл известковых губок: трехлучевые, четырехлучевые, одноосные.

здесь выстилают атриальную полость, которая сообщается с внешней средой через поры и устья.

Сикон и лейкон. Дальнейшее усложнение структуры губок связано с процессом умножения (полимеризации) жгутиковых камер. Непрерывная хоанодерма аскона расчленяется на отдельности, вследствие чего формируется множество жгутиковых камер, сосредоточенных в утолщенных стенках тела, а также развиваются приводящие и отводящие каналы. Губки приобретают сиконоидный или лейконоидный тип строения ирригационной системы, основное различие между которыми заключается в степени упорядоченности жгутиковых камер вокруг атриальной полости (рис. 110). Для сикона характерно радиальное расположение обычно удлиненных камер. Последние сообщаются с внешней средой, с одной стороны, через поры и приводящие каналы, с другой — через атриальную полость и устье. У лейконов округлые или овальные в сечении жгутиковые камеры рассеяны в толще стенок тела и, в отличие от сиконов, не открываются непосредственно в атриальную полость, а связаны с ней отводящими каналами. У сиконов и лейконов кроющий эпителий выстилает не только наружную поверхность губки, но и атриальную полость и каналы ирригационной системы. Большинство губок во взрослом состоянии имеет лейконоидный тип строения. Следует иметь в виду, однако, что в процессе роста нередко строение тела губок усложняется. Кроющий эпителий при участии клеточных элементов мезоглеи часто утолщается, превращаясь в дермальную мембрану, а иногда и в корковый слой различной толщины. Под дермальной мембраной местами образуются обширные л а к у н ы, откуда берут начало приводящие каналы. Такие же лакуны могут быть и под мембраной, выстилающей атриальную полость. Развитие тела губки, ее мезоглеи, приводит к тому, что атриальная полость превращается в узкий канал. Особенно сложной и запутанной становится система жгутиковых камер, приводящих и отводящих каналов и полостей в тех случаях, когда губки образуют колонии. Вместе с тем могут наблюдаться и существенные упрощения, связанные с редукцией мезоглеи и появлением с и н ц и т и е в (многоядерных структур), возникающих в результате слияния клеток или незавершенного их деления. Кроющий эпителий также может отсутствовать и замещаться синцитием.

В теле большинства губок, в особенности около многочисленных отверстий, полостей и каналов, встречаются веретеновидные клетки — м и о ц и т ы, способные к сокращению. Значительный интерес представляют з в е з д ч а т ы е к л е т к и, которые соединяются друг с другом своими отростками. Звездчатые клетки рассматриваются некоторыми исследователями как элементы примитивной нервной системы. Возможно, что они играют какую-то связующую роль в теле губок. Эти организмы очень слабо реагируют даже на самые сильные механические, химические и иные раздражения, а передача их от одного участка тела к другому почти незаметна. Это свидетельствует об отсутствии у губок нервной системы.

Губки как низшие многоклеточные обладают крайне слабо выраженной целостностью и очень низким уровнем организменной интеграции. Представления об индивидууме, органах и тканях у губок, простых формах бесполого размножения и многое другое в значительной степени имеют условный характер.

Скелет. Губки почти всегда имеют внутренний скелет, служащий опорой всего тела и стенок каналов и полостей. Скелет может быть известковым, кремневым или роговым. Минеральный скелет состоит из множества игл (спикул), имеющих разнообразные формы и по-разному расположенных в теле губок (рис. 111, цв. табл. 5, 6). Среди

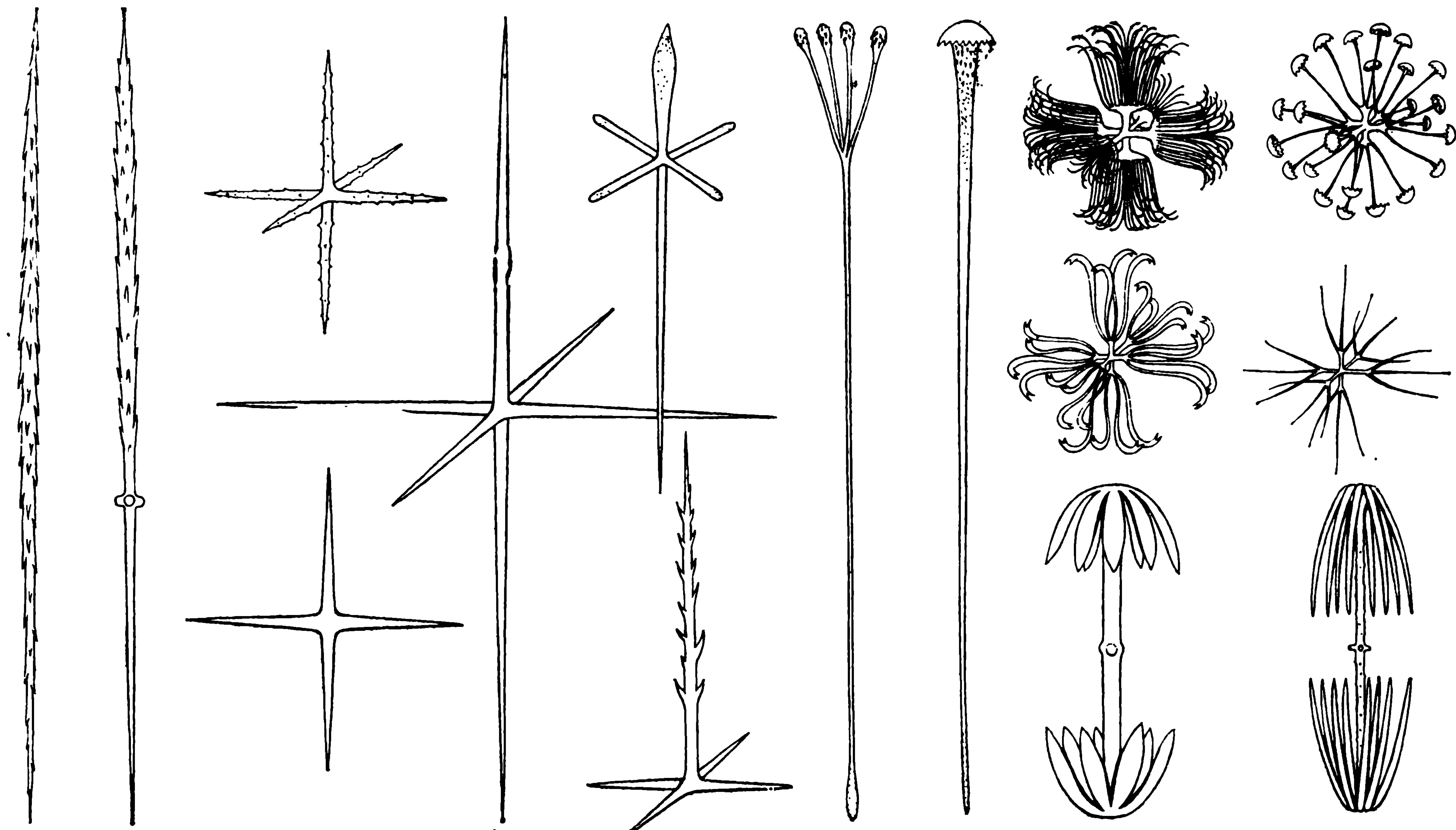


Рис. 112. Иглы стеклянных губок.

Слева — макросклеры: шестилучевые, пятилучевые и одноосные иглы. *Справа* — микросклеры: разные формы гексастр и амфидиски (*внизу*).

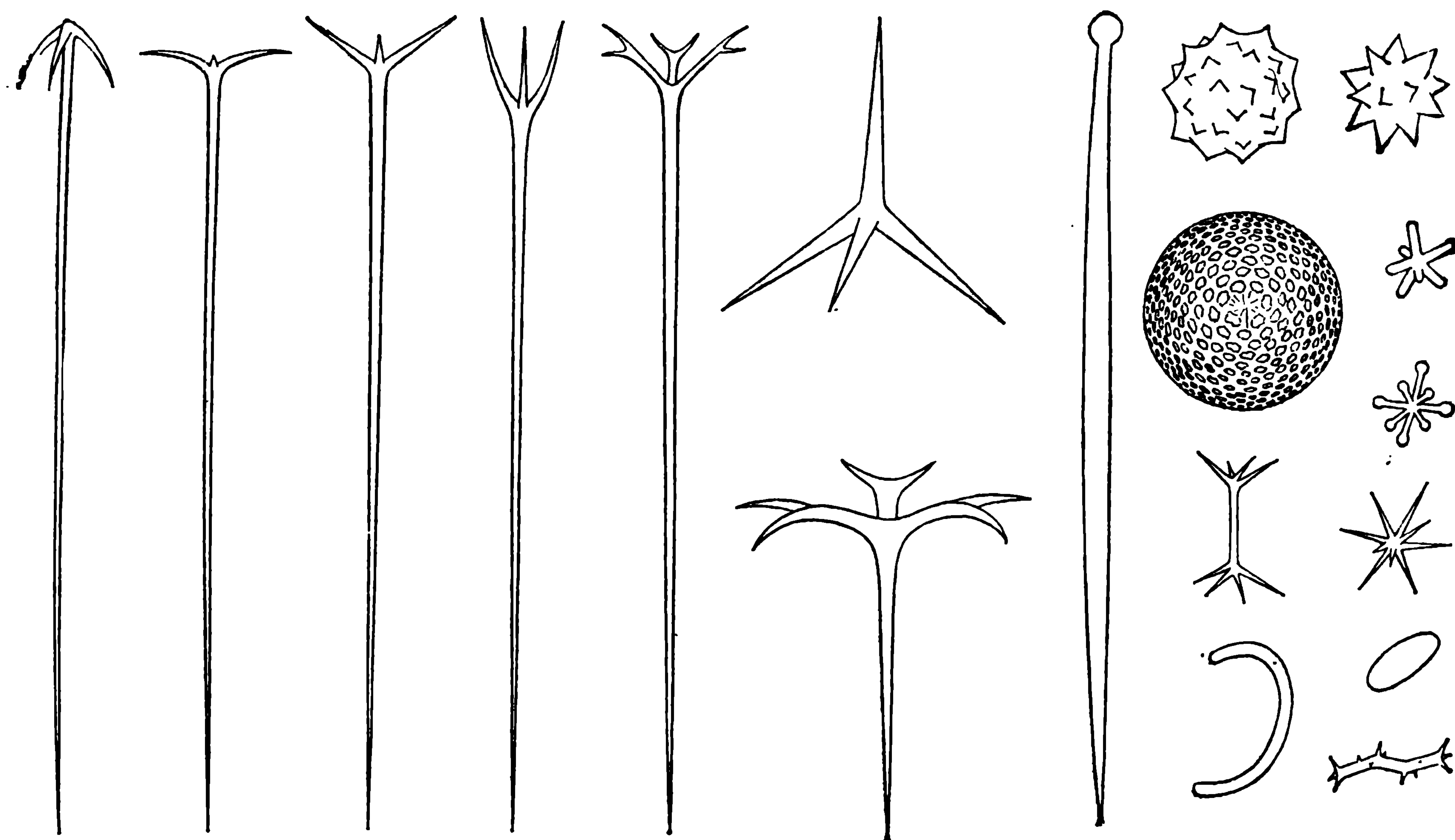


Рис. 113. Иглы четырехлучевых губок.

Слева — макросклеры: различные четырехлучевые иглы и одноосная головчатая. *Справа* — микросклеры: звездчатые иглы и сигмы.

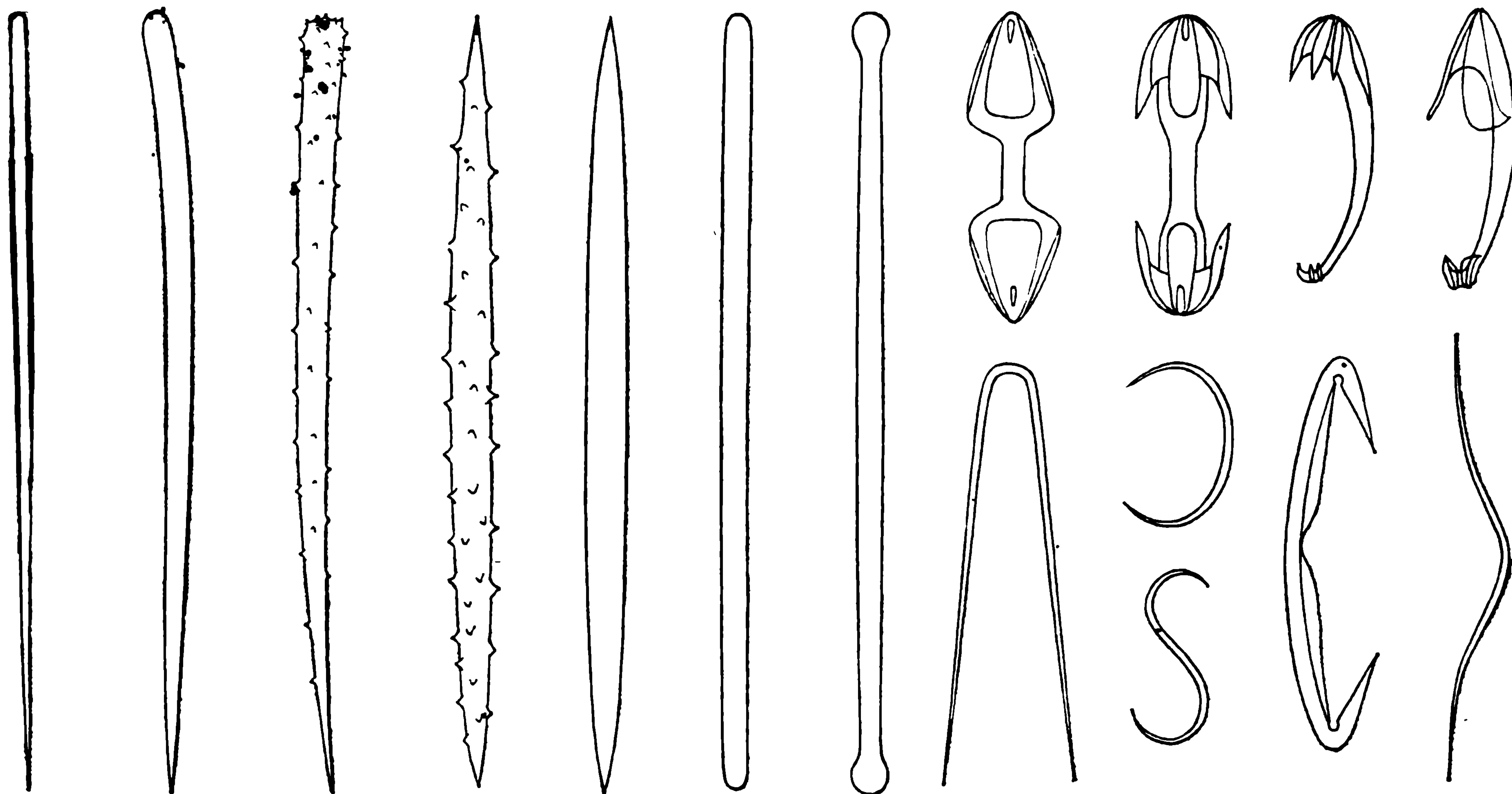


Рис. 114. Иглы кремнероговых губок.
Слева — макросклеры: разные типы одноосных игл. *Справа* — микросклеры: хелы и якорьки (*вверху*), шпильки, сигмы и дужки (*внизу*).

игл обычно выделяют макросклеры, составляющие основную массу скелета, и более мелкие микросклеры (рис. 112). Макросклеры представляют собой простые (одноосные), трехлучевые, четырехлучевые и шестилучевые иглы (рис. 113, 114). В образовании скелета кроме игл нередко принимает участие особое органическое вещество спонгин, которым отдельные иглы соединяются друг с другом. Иногда соседние иглы спаиваются концами, составляя скелетный каркас губок. При отсутствии минерального скелета последний может быть сформирован из одних спонгиновых (роговых) волокон.

На признаках скелета в значительной степени основана классификация губок. Принимается во внимание вещество, из которого образованы иглы, их устройство и общий план строения скелета. Каждый род губок содержит характерные для для него иглы, отличающиеся по форме или величине.

ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ГУБОК

Губки — неподвижные животные, они не способны к активным изменениям формы тела. Лишь поры и устья, а также просветы каналов могут очень медленно сужаться благодаря сокращению миоцитов или протоплазмы других клеток. Большинство клеток в теле губок способно выпускать и втягивать ложноножки, или псевдоподии, и даже с их помощью передвигаться в мезоглее. Особенной подвижностью отличаются амебоциты, перемещающиеся иногда со скоростью до 20 мкм/мин. Но самые деятельные клетки губок — хоаноциты, жгутики которых находятся в постоянном движении. Благодаря их согласованным винтообразным колебаниям внутри губки создается ток воды. Она поступает через поры и систему приводящих каналов в жгутиковые камеры, откуда направляется по отводящим каналам в атриальную полость и через устье выводится наружу. У губок сиконоидного, в особенности асконоидного строения путь воды сокращается, но он всегда имеет одно и то же направление. Очень хорошо ток воды наблюдать, если в тело губки шприцем ввести немного кармина,— сразу же из ближайших устьевых отверстий начнут бить фонтанчики красной жидкости. Наличие в канальной системе губок постоянного движения воды играет важнейшую роль в их жизни.

Дыхание. Как и большинство животных, обитающих в водной среде, губки используют для дыхания растворенный в воде кислород. Ток воды, проникающий во все полости и каналы губки, снабжает близлежащие клетки и мезоглею кислородом и уносит выделяемый ими углекислый газ.

Питание. Губки питаются главным образом взвешенными в воде остатками отмерших растений и животных, а также одноклеточными организмами (простейшими и бактериями). Размер пищевых частиц обычно не превышает 10 мкм. С током воды пища приносится к жгутиковым камерам, где мелкие ее частицы захватываются хоаноцитами и затем поступают в мезоглею. Здесь пища попадает

к амебоцитам, которые разносят ее по всему телу. В вакуолях, образующихся вокруг захваченных частиц, переваривается пища. Этот процесс пищеварения у губок можно наблюдать непосредственно под микроскопом. Видно, как амебоцит образует вырост клетки — ложноножку, направленную в сторону частицы пищи, поступившей в мезоглею. Постепенно ложноножка охватывает добычу целиком и втягивает ее внутрь клетки. Уже в вытянутой ложноножке появляется пищеварительная вакуоля — пузырек, наполненный жидким содержимым, имеющим вначале кислую, а затем щелочную реакцию, при которой и происходит переваривание пищи. Поглощенная частица растворяется, а на поверхности вакуоли появляются зерна жироподобного вещества. Более крупные частицы, застревающие в приводящих каналах, захватываются выстилающими их клетками и также попадают в мезоглею. Если такая частица слишком крупна и не помещается внутри амебоидной клетки, она окружается несколькими амебоцитами, и пища переваривается в такой клеточной массе. У некоторых губок пищеварительный процесс наблюдается также и в хоаноцитах.

Выделение. Непригодные остатки пищи выбрасываются в мезоглею и постепенно скапливаются около отводящих каналов, а затем поступают в их просветы и выводятся наружу. Иногда сами амебоциты, приближаясь к отводящим каналам, выделяют туда зернистое содержимое своих вакуолей. Губки не обладают избирательной способностью к захвату только пищевых частиц, они поглощают все взвешенное в воде. Поэтому в теле губок постоянно наблюдается большое количество мелких неорганических включений. О дальнейшей судьбе их свидетельствует опыт по окраске воды аквариума кармином. Микроскопические зерна последнего попадают внутрь хоаноцитов, а затем в мезоглею, где подхватываются амебоцитами. Постепенно вся губка окрашивается в красный цвет, а ее клетки переполняются частицами кармина. Через несколько дней клетки губки, и в первую очередь хоаноциты, освобождаются от этих включений и губка приобретает нормальный цвет.

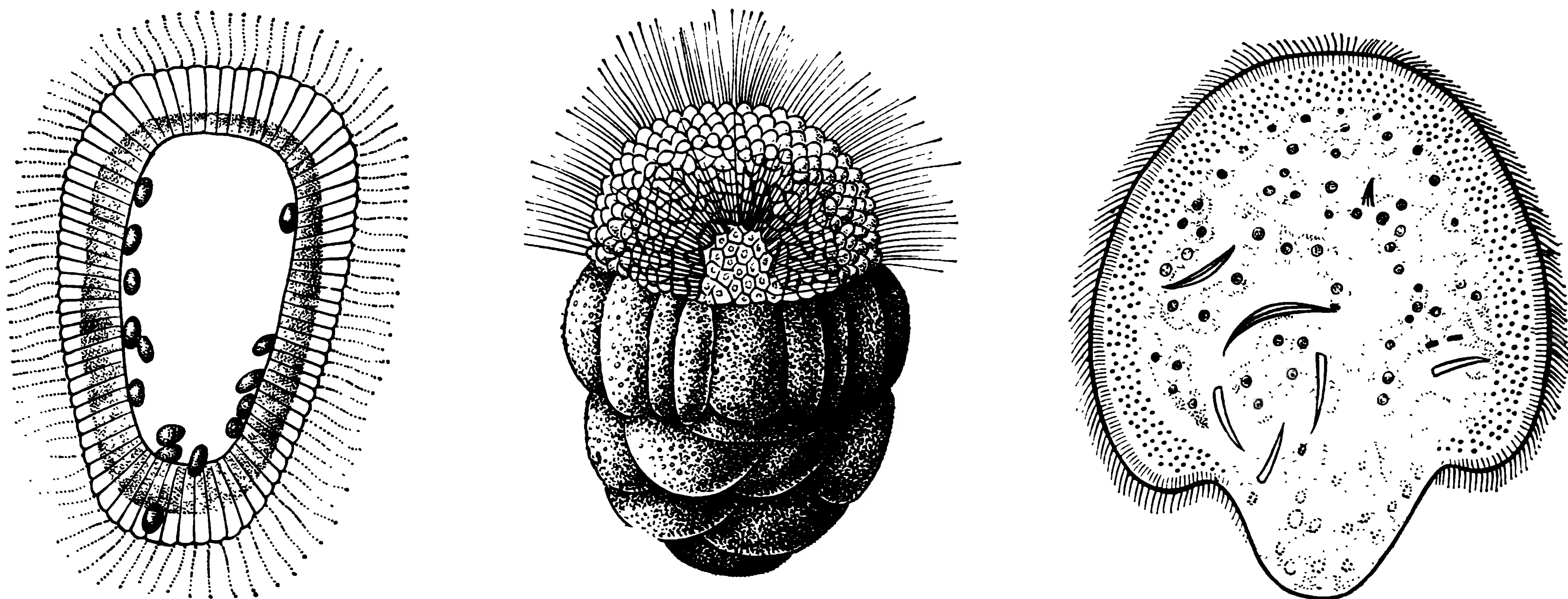
РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГУБОК

Лучше всего изучено размножение известковых, кремнероговых и отчасти четырехлучевых губок. Относительно стеклянных губок достоверные сведения имеются лишь об их бесполом размножении.

Половое размножение. Среди губок встречаются раздельнополые и гермафродитные формы. Внешнего различия между мужскими и женскими особями не наблюдается. Половые клетки образуются из археоцитов или дедифференцированных хоаноцитов в мезоглее губок. Там же происходит рост и созревание яиц и сперматозоидов. Зрелые сперматозоиды выходят наружу через устья и с током воды по приводящим каналам попадают в жгутиковые камеры других губок. Здесь они захватываются хоаноцитами и передаются в мезоглею амебоцитам, которые транспортируют их к зрелым яйцам, обычно расположенным вблизи жгутиковых камер. Иногда сами хоаноциты, теряя жгутики, подобно амебоцитам, превращаются в клетки-носительницы. Дробление яйца и формирование личинки у большинства губок проте-

Рис. 115. Личинки губок.

Слева направо: целобластула известковой губки Clathrina reticulum (видны клетки эктодермы, мигрирующие в полость личинки); амфибластула Sycon raphanus; паренхимула кремнероговой губки Pronax plumosa (внутри имеются личиночные иглы и формирования из спонгина).



кают внутри материнского организма. Только у представителей некоторых родов четырехлучевых губок (Cliona, Tethya, Polymastia, Tetilla и др.) яйца выводятся наружу, где и развиваются на дне водоемов. Личинки губок, как правило, имеют округлую или несколько вытянутую форму тела до 1 мм длины (рис. 115). Поверхность полностью, реже частично, покрыта жгутиками, благодаря их биению личинка энергично передвигается в воде. Длительность свободного плавания колеблется от нескольких часов до трех суток и даже более. У кремнероговых губок личинка состоит обычно из внутренней массы рыхло расположенных зернистых клеток, покрытых снаружи слоем более мелких цилиндрических жгутиковых клеток. Такая личинка называется паренхимулой и нередко возникает в результате неравномерного и неправильного дробления яйца. Уже на первых стадиях развития появляются клетки различной величины — макро- и микромеры. Быстро делящиеся микромеры постепенно обволакивают компактную массу более крупных макромеров, и таким образом получается двуслойная личинка паренхимула. У некоторых известковых губок (Calcinea) полное и равномерное дробление яйца приводит к формированию целобластулы — личинки, тело которой образовано однородными клетками, расположенными в один поверхностный слой и снабженными жгутиками. По выходе из материнского организма эта личинка несколько усложняется вследствие того, что часть клеток, теряя жгутики, погружается внутрь, постепенно заполняя имеющуюся там первичную полость (бластоцель). В результате целобластула превращается в паренхимулу. У наиболее многочисленной группы известковых губок (Calcaronea) яйцо вначале трижды делится в меридиональном направлении, а четвертая борозда дробления проходит в его экваториальной плоскости, в связи с чем начинается процесс дифференциации зародыша на две различные части. Дробление их становится асинхронным, и в итоге формируется личинка, передняя половина которой образована массой удлиненных жгутиковых клеток, а задняя состоит из более крупных зернистых макромеров. Подобная плавающая личинка называется амфибластулой. Она сохраняет такой вид до ее прикрепления к субстрату. Проплавав некоторое время, личинка оседает на дно, прикрепляясь передним концом, и приступает к очень характерному для губок метаморфозу. У паренхимулы жгутиковые клетки наружного (эктодермального) слоя мигрируют во внутреннюю клеточную массу, превращаясь в хоаноциты, которые выстилают образующиеся жгутиковые камеры. Клетки же энтодермы, лежащие под наружным слоем личинки, напротив, оказываются на поверхности и дают покровный слой и мезоглею. Это и есть так называемая инверсия (извращение) зародышевых пластов у губок. Ничего подобного не наблюдается у других многоклеточных животных: из эктодермы и энтодермы их личинок формируются соответственно эктодермальные и энтодермальные образования взрослого организма. Несколько иначе протекает развитие губок, сопровождающееся метаморфозом амфибластулы. Перед прикреплением такой личинки к субстрату переднее ее полушарие с мелкими жгутиковыми клетками впячивается внутрь, и зародыш становится двуслойным. Более крупные клетки амфибластулы преобразуются в клеточные элементы мезоглеи и кроющего эпителия, а жгутиковые клетки становятся хоаноцитами жгутиковых камер. И в данном случае можно говорить об инверсии зародышевых пластов, так как по всем признакам клетки переднего полушария амфибластулы соответствуют эктодермальным, а заднего — энтодермальным бластомерам зародышей других животных. Однако изложенное толкование особенностей эмбрионального развития губок не единственное и не общепризнанное. Многие ученые считают, что поскольку губки относятся к числу примитивных многоклеточных, у которых еще нет настоящих тканей и органов, то они не имеют оформленных зародышевых листков. А если это так, то не может быть и речи об их извращении.

В результате метаморфоза личинок, сопровождающегося возникновением атриальной полости, устьевого отверстия и скелетных элементов, а также множества пор на поверхности, возникает послеличиночная стадия — олинтус или рагон. Олинтус представляет собой небольшую мешковидную губку асконоидного типа строения. При дальнейшем ее росте и развитии в зависимости от вида и рода известковых губок формируются взрослые кормусоподобные асконы или одиночные сиконы и лейконы. Рагон характерен для обыкновенных губок. Он имеет сиконоидное строение с обширной атриальной полостью и одним устьем на вершине. Через некоторое время рагон превращается в молодую губку лейконоидного типа. Как исключение отдельные представители кремнероговых (Halisarca) в развитии проходят вначале стадию, имеющую наиболее простое (асконоидное) устройство ирригационной системы. В этом усматривают проявление биогенетического закона, согласно которому организмы в своем индивидуальном развитии последовательно отражают определенные этапы их исторического преобразования.

Бесполое размножение. У губок отмечают разные формы бесполого размножения: продольное деление, наружное почкование, образование геммул, фрагментация и др. При почковании отделяющаяся дочерняя особь может содержать все ткани материнского организма и представлять собой обособившийся его участок. Подобное почкование наблюдается у известковых, а также у не-

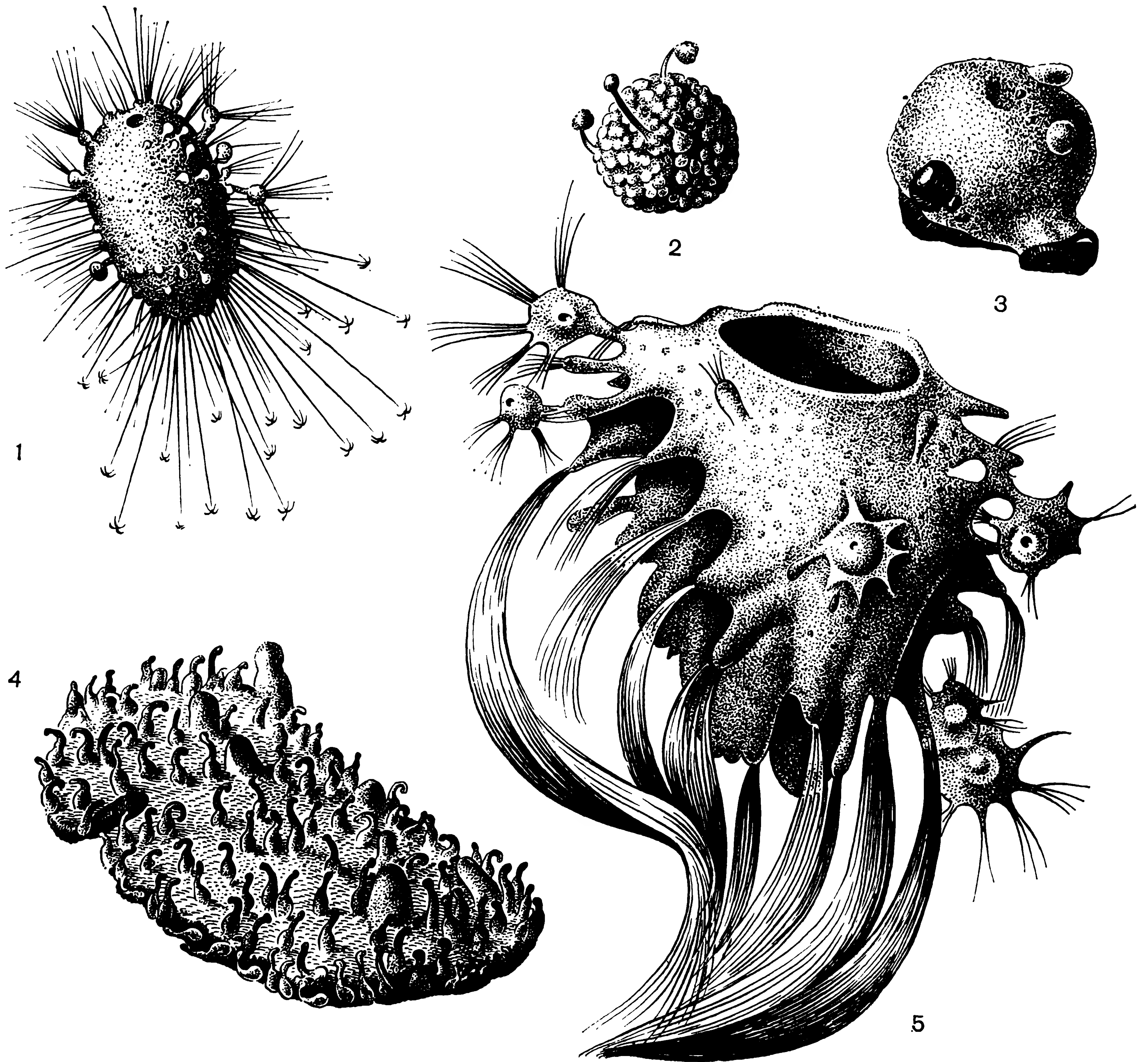


Рис. 116. Вегетативное размножение губок наружным почкованием.

Образование почек в результате скопления воспроизводящей массы археоцитов у стеклянных губок: *1* — Anoxycalux ijimae; *2* — Polymastia kurilensis; *3* — Polylophus philippunsis; *4* — Polymastia mammillaris; *5* — Tethya aurantium.

которых стеклянных и четырехлучевых губок. В других случаях почка возникает из скопления археоцитов. Наиболее известным примером такого образования почек служит морской апельсин (Tethya aurantium). Группа археоцитов скапливается на поверхности тела; из них постепенно образуется маленькая губка, которая через некоторое время отшнуровывается от материнского организма и приступает к самостоятельному образу жизни (рис. 116). Иногда почки формируются на концах игл, выступающих из тела губок, либо составляется серия из последовательно соединенных друг с другом мелких почек, имеющих слабую связь с материнским организмом. Как крайний случай такого почкования может рассматриваться способ бесполого размножения, встречающийся у некоторых геодий. Археоциты выходят за пределы губки, одновременно из нее выталкиваются некоторые длинные иглы, оседающие на дно. На этих иглах, как на твердом субстрате, скапливается воспроизводящая масса клеток, и совершенно независимо от исходной особи посте-

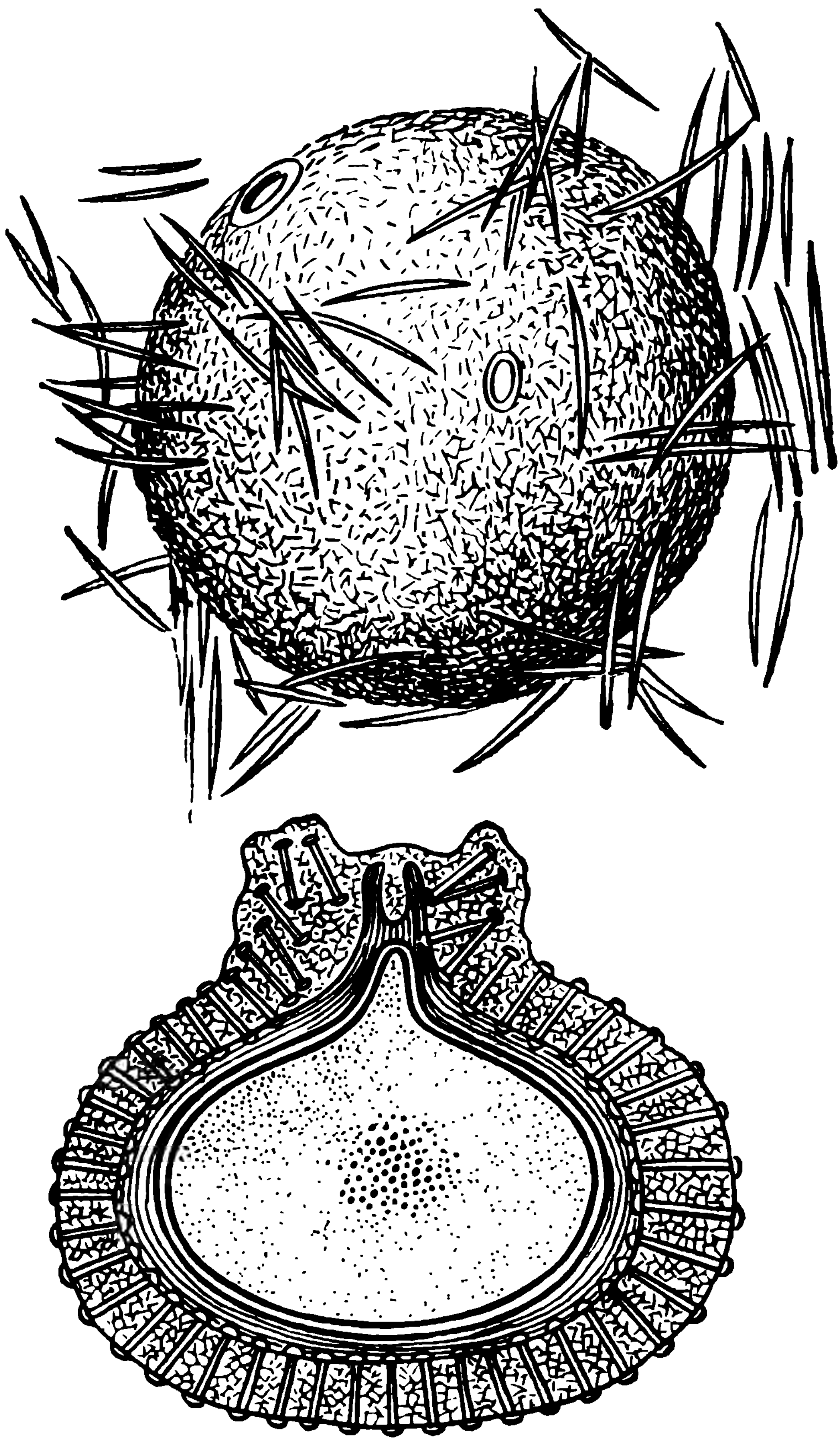


Рис. 117. Геммулы пресноводных губок:
вверху — геммула (Spongilla lacustris) с тонким зернистым воздухоносным слоем и немногими беспорядочно лежащими микросклерами; *внизу* — геммула (Ephydatia blembingia) с хитиновой капсулой, воздухоносным слоем и рядами лежащих в нем микросклер.

пенно формируется маленькая губка геодия. Образование наружных почек распространено у многих четырехлучевых губок (Polymastia, Tetilla, Tethya и др., цв. табл. 8), а также отмечается иногда и у представителей других классов. Значительно реже наблюдается у губок бесполое размножение, выражающееся в отделении от организма разной величины участков, которые дают начало новым индивидуумам. Очень близко примыкает к такому способу размножения фрагментация. При крайних условиях существования губка может разделиться на куски, которые обособляются в так называемые редукционные тельца. Этот процесс сопровождается распадом значительной части губки. Редукционные тельца состоят из группы амебоцитов, одетых снаружи клетками кроющего эпителия. С наступлением благоприятных условий из них развиваются новые губки. Редукционные тельца встречаются у морских губок, в особенности живущих в приливно-отливной зоне, а также у различных *бодяг*, не обладающих способностью к геммулообразованию. Геммулы очень характерны для пресноводных губок и могут иметь довольно сложное строение (рис. 117). При их формировании группа археоцитов, богатых питательными веществами, окружается плотной хитиновой капсулой, а затем воздухоносным слоем, содержащим особые геммульные микросклеры, которые часто расположены на поверхности капсулы правильными рядами и прикрыты сверху оболочкой. Обычно капсула снабжена мелким отверстием для выхода содержимого наружу. Геммулы представляют собой покоящуюся стадию. В живой или отмершей губке такие геммулы встречаются в большом количестве. При наступлении благоприятных условий в них начинается дифференциация клеток, которые в виде бесформенной массы «прорастают» наружу. Вскоре в результате развития этого зачатка возникает молодая бодяга. Геммулы встречаются и у ряда *морских губок* (Suberites, Cliona, Haliclona, Dysidea и др.), но они проще устроены и не содержат специальных скелетных элементов. Уникальный пример образования планктонных геммул наблюдается у некоторых *четырехлучевых губок* (Alectona, Thoosa), которые продуцируют в мезоглее своего рода панцирные «личинки», которые покрыты провизорными кремневыми дисками и снабжены длинными головчатыми иглами, что позволяет им свободно парить в толще воды. Несмотря на особую способность губок к бесполому размножению, значение его для поддержания их численности, очевидно, невелико. Организованный процесс бесполой репродукции у губок в большинстве случаев слабо развит и не отличается регулярностью.

Соматический эмбриогенез и регенерация. Под регенерацией в узком смысле слова подразумевается восстановление организмом утраченных частей тела. При расширенном толковании этого понятия сюда включаются разнообразные восстановительные процессы, к числу которых относится и так называемый соматический эмбриогенез — формирование, развитие новой особи из телесных клеток, не приспособленных специально для размножения. Известно, например, что гидра может быть разрезана на множество кусочков и из каждого из них со временем возникает целый организм. Губки обладают большей способностью к соматическому эмбриогенезу. Если кусочки губки протереть через мелкоячеистую ткань, то в результате получится фильтрат, содержащий изолированные клетки, которые сохраняют жизнедеятельность в течение нескольких дней и, выпуская ложноножки, активно передвигаются. Помещенные на дне сосуда, они собираются группами, образуя бесформенные скопления, которые через 6—7 дней превращаются в миниатюрные губки. Характерно, что при смешении фильтратов, полученных от различных губок, собираются вместе генетически однородные клетки, воспроизводящие способные к развитию зачатки. Рассмот-

ренные опыты имитируют процесс естественного бесполого размножения губок, которое, как упоминалось выше, может происходить благодаря скоплению воспроизводящих клеточных масс вне пределов материнского организма. Очень близок, если не тождествен соматическому эмбриогенезу, способ бесполого размножения фрагментацией. Развитие по типу соматического эмбриогенеза требует присутствия клеток, склонных к дедифференциации, и он лучше всего вызывается у слабо интегрированных существ. С возрастанием их целостности снижается потенция к соматическому эмбриогенезу. О большой живучести губок и способности к регенерации вообще свидетельствуют опыты по их расчленению. При разрезании тела губки на две части и последующем тесном соединении происходит очень быстрое срастание их друг с другом. Срастаются также куски, взятые от разных особей одного и того же вида, обладающих, вероятно, тождественным геномом. Губка может быть разрезана на много кусков, и каждый из них сохраняет жизнеспособность, а после преобразований продолжает существование и рост как самостоятельный организм. Однако в зависимости от уровня интеграции и целостности губок восстановительные морфогенезы в отчлененных от них фрагментах протекают по-разному. У аморфных многоустьевых губок (например, *морской каравай*) преобладают процессы деструкции и соматического эмбриогенеза, тогда как у одиночных губок, подобных морскому апельсину, с несколько более развитой целостностью, восстановление имеет скорее вид перестройки, перегруппировки существующего клеточного материала. В наиболее чистом виде собственно регенерационный процесс можно наблюдать при повреждении одиночных губок или оформленных образований на теле колониальных организмов (например, устьевых трубок, папилл, дермальной мембраны). Губки легко регенерируют поврежденные участки на поверхности тела. Рана быстро зарубцовывается, затягивается мембраной и восстанавливается прежняя структура.

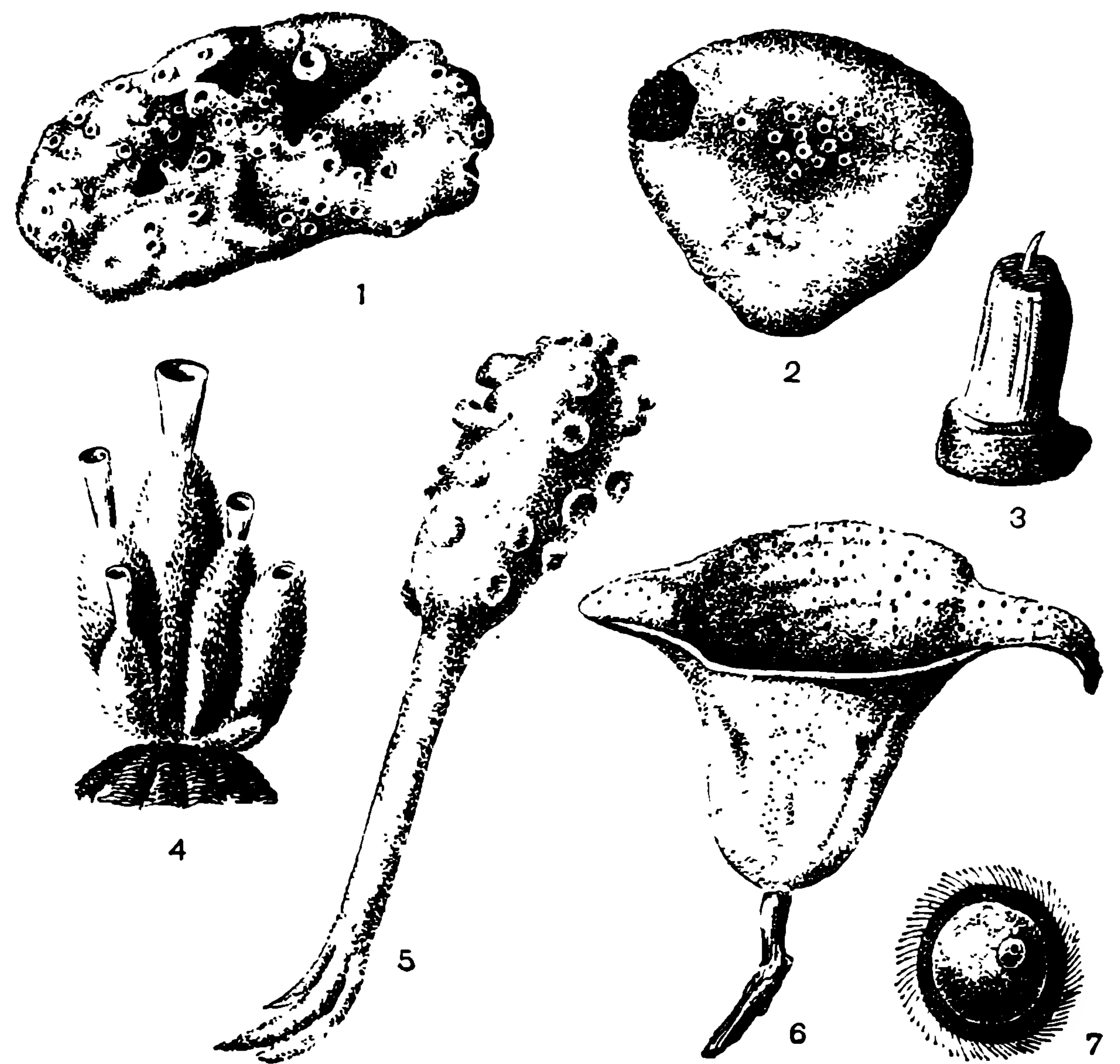


Рис. 118. Колониальные и вторичноодиночные губки:

1 — аморфная многоустьевая губка (Mycale ochotensis); *2, 5, 6* — кормусоподобные губки (Geodia phlegraei, Chondrocladia gigantea, Phakellia cribrosa); *4* — колония с хорошо обособленными зооидами (Sycon ciliatum); *3, 7* — вторичноодиночные губки (Tentorium semisuberites, Polymastia hemisphaericum).

ГУБКИ — КОЛОНИАЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Сравнительно немногие губки представляют собой одиночные организмы. Таковы особи различного типа строения, имеющие правильное и симметричное тело с одним устьем на вершине. Бóльшая же часть губок встречается в виде различных многоустьевых образований (например, корковые, пластинчатые, комкообразные, стебельчатые, кустистые и др. формы, рис. 118). По мере роста этих губок, характер которого в значительной степени регулируется факторами внешней среды, появляются все новые и новые устья в соответствии с потребностями оптимального ирригационного обеспечения тела организма. Подобные губки можно было бы рассматривать как особи, у которых в процессе развития происходит полимеризация, умножение гомологичных органов, т. е. устьев. Но такие многоустьевые губки лишены первостепенного признака индивидуальности, а именно морфологической определенности: они обладают свойством делимости. В то же время их нельзя назвать и колониями в строгом смысле слова. У них нет оформленных зооидов. В связи с предельно низким уровнем целостности и индивидуальности самих губок их колониальность столь слабо выражена, что о ней может идти речь только как о преобладающей тенденции. Учитывая, однако, эволюционную перспективу, предполагающую общее значительное возрастание организменной интеграции губок, целесообразно условно рассматривать многоустьевые губки как колониальные, кормусоподобные образования, а отдельные устья с прилежащими участками тела — как зооиды. Это условное определение довольно точно отражает неопределенный характер рассматриваемого состояния у губок.

При некотором повышении уровня целостности многоустьевых губок наблюдается процесс их индивидуализации, когда они приобретают более или менее правильную форму тела и упорядоченное расположение устьев. Таковы, например, чашевидные, бокаловидные или воронковидные губки, нередко снабженные прочной ножкой. У них устьевые отверстия находятся на внутренней стороне, а поры снаружи. Это уже более опреде-

ленные образования, чем аморфные многоустьевые губки. Процесс индивидуализации может идти дальше. Края бокала или воронки, вытягиваясь кверху, срастаются таким образом, что внутри губки образуется обширная полость, открывающаяся на вершине отверстием, которое выполняет функцию единого устья. Губка достигает состояния одиночного организма. Сходная картина наблюдается у шарообразных или подобных им форм. Здесь устья могут быть рассеяны по всей поверхности тела, собраны различным образом в группы или слиты в одно отверстие. В последнем случае от прежней колониальности не остается и следов. Это примеры возникновения вторичноодиночных организмов. Такие губки встречаются также среди подушковидных и дисковидных *полимастий*, имеющих на поверхности одну устьевую папиллу, и ряда других четырехлучевых губок. Очень близки к ним в этом отношении индивидуализированные кормусы кремнероговых губок, имеющих радиально-симметричное тело (например, многие морские ершики). Но индивидуальность подобных губок в большинстве случаев весьма несовершенна и малоустойчива. С заметной легкостью у них протекает и обратный процесс, т. е. деиндивидуализация особей, возвращение в кормусоподобное состояние. Примером может служить одиночная губка *морской гриб*, на вершине которой располагается одно устье. Такая губка, обитающая на значительной глубине, представляет собой, очевидно, неотеническую форму этого же вида, встречающегося здесь же на мелководье, где морской гриб характеризуется развитием на его теле нескольких устьевых папилл.

В редких случаях губки растут как настоящие колонии с хорошо заметными и обособленными зооидами. Но очень часто за таковые принимаются образования колониального типа, возникающие благодаря срастанию губок, которые развиваются из отдельных зачатков. Известно, что личинки многих прибрежных форм перед оседанием на дно и метаморфозом слипаются по нескольку штук вместе и сливаются в одно целое. По-видимому, это имеет биологический смысл, увеличивая жизненные потенции губок. Личинки склонны также оседать на субстрате вблизи друг от друга, вследствие чего самым экономным путем получаются разнообразные сложные организмы, почти не отличимые от кормусоподобных губок, образующихся в результате не доведенного до конца бесполого размножения. На этой основе некоторые индивидуализированные губки могут создавать «искусственные» кормусы с различными зооидами. К их числу относится, например, Disyringa dissimilis, в формировании которой принимают участие от 4 до 16 индивидуумов, губок, поселившихся в тесном соседстве и на очень ранних стадиях развития срастающихся таким образом, что получается целостный радиально-симметричный организм. Следы отдельных зооидов наблюдаются в шаровидном ее теле в виде дискретных групп жгутиковых камер, а в устьевой трубке сохраняются продольные перегородки, соответствующие количеству зачаточных губок, принимавших участие в образовании этого кормуса. Таким образом, губки существуют в основном как аморфные и индивидуализированные кормусоподобные организмы или вторичноодиночные особи.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ЭКОЛОГИЯ ГУБОК

Продолжительность жизни. Возраст губок колеблется у разных видов от нескольких недель и месяцев до многих лет. Известковые губки в среднем живут до одного года. Некоторые из них (Sycon ciliatum, Grantia compressa) отмирают сразу же по достижении половой зрелости, как только сформировавшиеся личинки нового поколения покидают их организм. Большинство мелких четырехлучевых и кремнероговых губок также живет в пределах 1—2 лет. Крупные стеклянные и обыкновенные губки относятся к числу долгожителей. Особой долговечностью отличаются те из них, которые достигают величины 0,5 м и более. Так, экземпляры *конской губки* (Hippospongia communis) около 1 м в диаметре, по мнению специалистов, имеют возраст не менее 50 лет. В общем губки растут довольно медленно. Наибольшая скорость роста у форм с коротким сроком жизни. Некоторые известковые губки (Sycon ciliatum) за 14 дней вырастали до 3,5 см в высоту, достигнув почти максимальной величины. Отделившаяся почка *морского апельсина* приобретает размеры материнского организма (2—3 см в диаметре) в течение одного месяца. Наоборот, долгоживущая *конская губка* за 4—7 лет вырастает до 30 см в ширину. В каждом конкретном случае скорость роста и продолжительность жизни губок во многом зависят от различных факторов внешней среды, в том числе от обилия пищи, температурных условий и др.

Пресноводные губки сравнительно недолговечны и живут обычно несколько месяцев. Но в некоторых случаях они способны создавать многолетние особые образования. Такие губки, достигающие значительной величины и массы более 1 кг, состоят из внутренних отмерших частей, покрытых снаружи жизнедеятельным слоем. Происходит это следующим образом. Возникшая половым путем, личинка губки прикрепляется к субстрату и вырастает в небольшую колонию. Образовав геммулы, такая губка отмирает. По прошествии некоторого времени при благоприятных условиях из геммул выходит их содержимое в виде бесформенной клеточной массы. Эти зачатки поднимаются на поверхность отмершей губки и, сливаясь

друг с другом, образуют молодую колонию. Такая колония, достигнув определенного возраста, приступает к половому размножению. Одновременно или несколько позднее внутри нее формируются новые геммулы, а сама губка отмирает. На следующий год цикл повторяется, и таким образом постепенно создаются объемистые колонии пресноводных губок.

Распространение губок. В настоящее время насчитывают до 3000 видов губок. В наших арктических и дальневосточных морях известно около 350 видов, примерно такое же их количество обитает в антарктических водах. Наибольшего разнообразия губки достигают в тропических и субтропических районах Мирового океана (цв. табл. 7, 9). Иначе обстоит дело с плотностью поселений губок на дне. Большие скопления одного или нескольких их видов известны во многих местах, особенно в холодных и умеренных водах северного и южного полушарий. Поскольку губки ведут прикрепленный образ жизни, они нуждаются для своего развития и роста в твердом субстрате. Вот почему скопление губок наблюдается там, где на дне имеется много каменистого материала (валуны, галька и др.). В дальневосточных морях встречаются обширные участки дна, где образуются сплошные заросли кремнероговых губок воронковидной, стебельчатой или иной формы. Рыбакам, промышляющим рыбу в Баренцевом море у берегов Кольского полуострова, хорошо известны места скопления крупных шаровидных губок геодий. Попадая в трал, они сплошь забивают сети. Ввиду щетинистого покрова геодий их с большим трудом извлекают из трала. Такие же геодиевые банки возникают у берегов Норвегии, Исландии, у восточных берегов Северной Америки и в других местах. Богаты и качественно разнообразны массовые поселения губок в Средиземном и Карибском морях, в районе островов Малайского архипелага и во многих других акваториях, где на дне каменистый грунт. Но по обширности участков, занятых скоплениями губок, пожалуй, первое место занимают антарктические воды. И это понятно, поскольку многочисленные айсберги и ледники постоянно выносят в океан и откладывают на дне большое количество валунов и гальки, что создает благоприятные условия для развития здесь губок. Вокруг всего Антарктического материка на глубине 100—500 м расположен широкий пояс массовых поселений губок. Преобладающее участие в его образовании приходится на долю крупных стеклянных губок из семейства Rossellidae.

На дне морей губки могут встречаться на различной глубине, начиная от приливо-отливной зоны до ультраабиссали. Большинство их относится к сравнительно мелководным существам, обитающим главным образом на глубине до 400—500 м. По направлению к ложу океана количество видов губок постепенно уменьшается, и на уровне 1000—1500 м, как правило, они встречаются гораздо реже. В общем известковые губки в своем распространении приурочены к мелководью, а стеклянные губки можно считать глубоководными. Обыкновенные губки, четырехлучевые и кремнероговые, отличаются особой эврибатностью. Недавними морскими исследованиями установлено, что некоторые губки живут даже на дне океанических впадин и желобов, т. е. на глубине свыше 6000 м, где температура близка к нулю, очень высокое давление и илистые грунты. К таким видам относятся различные *морские ершики* (Asbestopluma, Cladorhiza, Abyssocladia, Chondrocladia) из числа кремнероговых губок и стеклянные губки гиалонемы (Hyalonema). Рекордсменом является *морской ершик* (Asbestopluma), достигающий максимальных глубин океана — 10 000 — 11 000 м (рис. 119).

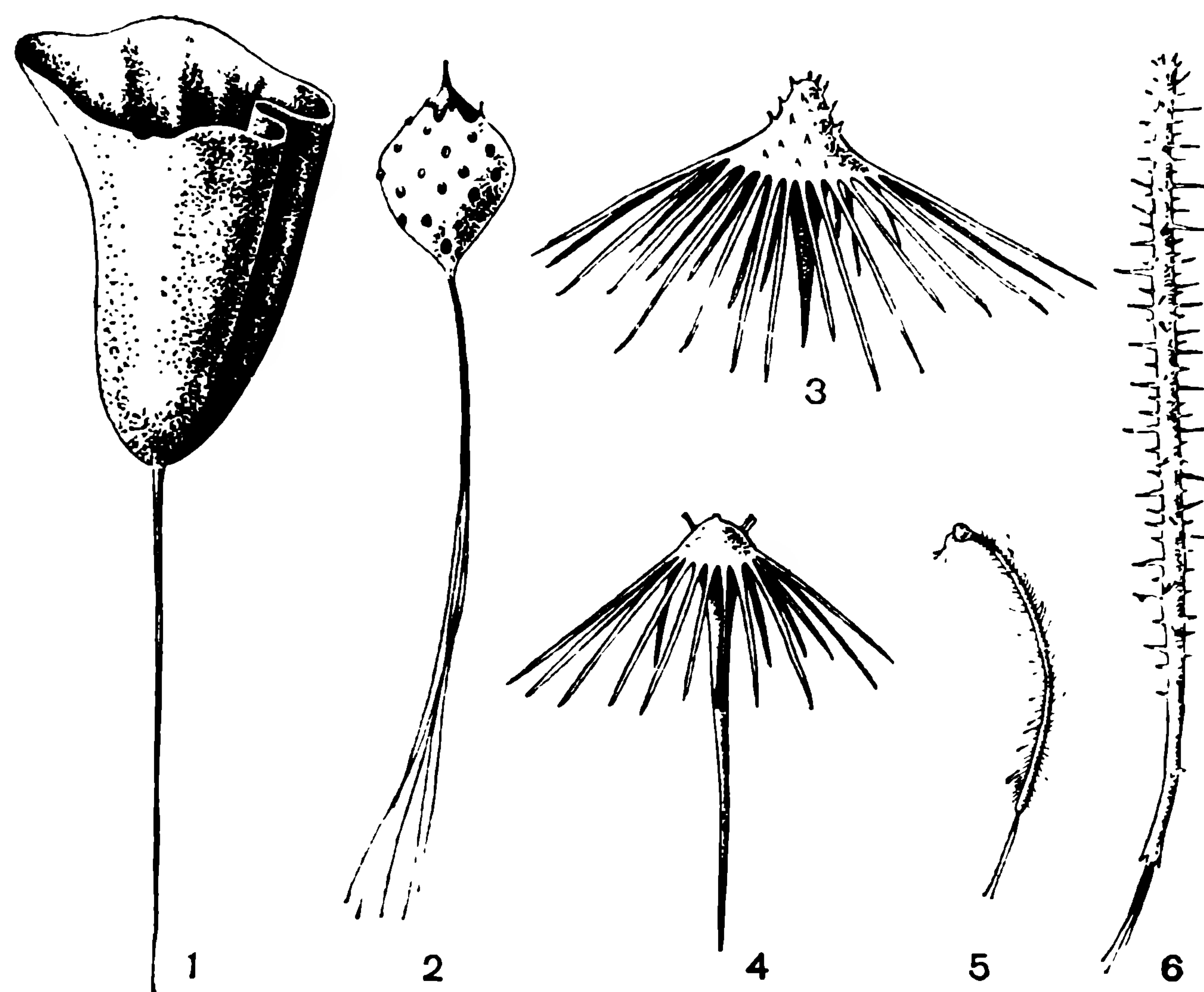


Рис. 119. Глубоководные губки:

1, 2 — стеклянные губки (соответственно Hyalostylus dives, Hyalonema elegans); *3—6* — морские ерши (соответственно Cladorhiza longipinna, Axoniderma mirabile, Asbestopluma sp., Cladorhiza rectangularis).

Экология губок. Главная причина, препятствующая массовому расселению губок на континентальном склоне и ложе океана, заключается в отсутствии там подходящего твердого субстрата, в связи с чем развивающиеся организмы, находясь в тесном соседстве с илистым дном, практически не имеют шансов на выживание. У них жизненно важные отверстия и каналы закупориваются частицами ила, что приводит к гибели животных. Не случайно тело глубоководных губок обычно снабжено длинной ножкой, позволяющей поровым отверстиям располагаться на некотором удалении от опасного соседства с илистым дном. Но угроза заиления существует и на менее значительной глубине. Здесь губки имеют ряд приспособ-

лений, помогающих им при неподвижном образе жизни избегать контакта с большим количеством ила. Кроме вытянутой формы тела, этой цели отвечает образование на поверхности некоторых подушковидных губок — полимастий особых выростов тела (папилл), на концах которых находятся поры или устья. Дисковидная форма тела ряда полимастий, лежащих на дне, является также приспособлением, помогающим им удерживаться на поверхности мягкого субстрата. Нередко эти же губки приобретают вокруг дисковидного или подушковидного тела краевой венчик из длинных игл, что еще больше препятствует погружению губки в илистый грунт.

Большое влияние на распространение губок оказывает т е м п е р а т у р а. В целом губки — теплолюбивые животные, поэтому в суровых условиях Арктики и Антарктики разнообразие видов сравнительно невелико. Отрицательная температура на дне водоема препятствует размножению и развитию в этих районах значительной части губок. Но некоторые из них довольно хорошо приспособились к жизни в экстремальных условиях существования. Об этом свидетельствуют массовые поселения стеклянных губок Росса, обнаруженные в антарктических водах. Примером зависимости распространения губок от температуры могут служить некоторые атлантические виды, которые проникают в Арктику, следуя за Северо-Атлантическим течением. Там, где благодаря этому течению на дне преобладает температура выше 2—3 °С, обнаруживаются и эти теплолюбивые виды, они встречаются даже у северных берегов Шпицбергена. Известно, что образование рогового вещества у губок находится в прямой зависимости от температуры воды. Поэтому настоящие роговые губки обильно представлены главным образом в тропических и субтропических водах. За их пределами губки становятся беднее спонгином, а роговые волокна у них формируются гораздо реже. Замечено, что по направлению от экватора на север и на юг размеры игл губок увеличиваются, что также связывают с температурными условиями. Температура воды, несомненно, сказывается на жизненном цикле пресноводных губок. Образование геммул у них в северных странах, например, связано с понижением температуры воды в осенне-зимний период. Наоборот, в тропиках и субтропиках для существования пресноводных губок неблагоприятными считаются наиболее жаркие месяцы, которым предшествует образование геммул.

Не менее важный фактор — с о л е н о с т ь в о д ы. Морские губки лучше всего развиваются в воде с нормальной морской соленостью. Опреснение воды приводит к их вымиранию, сокращению численности видов и особей. Так, в Баренцевом море обитает около 150 видов губок, в несколько опресненном Белом море их всего 50 видов, в еще более опресненном Черном море — около 30 видов, а в Каспийском море — лишь несколько близких форм одного вида. В Балтийском море, в большей его части, морские губки совершенно не представлены. Пресноводные губки, в свою очередь, не выносят морской воды, но заходят в эстуарии рек, впадающих, например, в Финский залив, Каспийское и Черное моря.

Исключительное значение для губок имеет д в и ж е н и е в о д ы. С водой губке приносятся различная пища и вещества, необходимые для ее роста и нормального функционирования. В то же время, что особенно важно, с током воды удаляются продукты жизнедеятельности губок, которые оказываются очень вредными для них самих. Поэтому лучше всего они развиваются в местах, где имеется достаточно интенсивная смена окружающей их воды. Многие губки хорошо приспособлены к жизни при сильных течениях. Они плотно прирастают основанием к твердому субстрату, имея вид невысоких подушек или корок, вытянутых в длину пальцевидных и стебельчатых образований, очень эластичных и гибких. Такая форма тела и его эластичность позволяют животному противостоять напору движущейся воды. Правда, сильный шторм может все-таки вызывать значительные опустошения в зарослях губок. На морском берегу, в особенности на отмели, часто находят губок, вынесенных туда приливной волной. Известны случаи, например, в Бискайском заливе, когда после очень сильного шторма губка морской каравай была выброшена на берег в таком большом количестве, что местные жители вывозили разлагающуюся массу тачками, используя ее как удобрение. На побережье тихоокеанских островов, после ураганов, иногда находят даже стеклянных губок, которые, как известно, обитают там на глубине более 100 м.

Форма тела губок во многом зависит от преобладающих течений, характера субстрата, глубины и некоторых других причин. На большой глубине, где течение воды очень слабое, губки в общем имеют значительно более правильную и постоянную форму тела, чем на мелководье. Наблюдения за некоторыми кремнероговыми губками показали, что одна и та же губка, имеющая в спокойной воде залива форму вееровидной либо складчатой пластины или сплюснутых ветвей, сросшихся почти по всей их длине, в бурных водах открытого моря представлена формами пальчатыми, с узкими цилиндрическими ветвями. Внешний вид может варьировать и в соответствии с субстратом, на котором растет губка. *Морской каравай*, широко распространенная в холодных и умеренных водах северного полушария губка, поселяясь на валуне, приобретает вид толстой корки или подушки, от которой поднимается кверху ряд низких трубчатых выростов, несущих на концах устья. Обрастая водоросли, эта губка при-

обретает форму неправильных лопастных комков или даже разветвленных веточек. При росте в узком пространстве между большими валунами трубчатые выросты значительно увеличиваются в длину, пока не займут практически все тело губки, которая представлена теперь рядом вертикальных трубок, сросшихся у основания. Не менее интересны наблюдения за изменением формы тела у некоторых черырехлучевых губок. Когда личинки полимастий поселяются на валуне или гальке, то образуются губки подушковидной формы, основанием плотно обрастающие субстрат. Если же вблизи плавающей личинки не оказывается подходящего твердого предмета и она оседает на частицу гравия, то при росте губки края ее поднимаются и она приобретает чашевидную форму.

Губки, обитающие в приливо-отливной зоне моря, хорошо приспособлены к непродолжительному пребыванию на воздухе, когда во время отлива они выступают из воды. Устья и поры закрываются, что предохраняет их от излишней потери влаги и высыхания. После прилива губка открывает отверстия и продолжает нормально процеживать воду. При более длительном нахождении на воздухе некоторые губки фрагментируют, образуя редукционные тела, которые, попав в воду, развиваются в маленькие организмы.

Замечательна способность пресноводных губок к переживанию неблагоприятных условий существования. Их геммулы очень хорошо сохраняются даже в течение нескольких лет. При полном высыхании водоема они могут самым различным способом, в том числе с помощью ветра или прикрепившись к ногам птиц, переноситься в другие места. И если такие геммулы попадают в воду, они дают начало новому поселению губок. При одном из сильнейших извержений вулкана Кракатау в результате оседания в его окрестностях большого количества пепла вся пресноводная фауна губок ближайших водоемов оказалась погибшей. Тем не менее через некоторое время водоемы вновь были заселены губками, очевидно, благодаря сохранившимся здесь геммулам.

Цвет губок, их окраска находятся в прямой зависимости от света. Как правило, губки, живущие на глубине менее 100 м и, следовательно, в той или иной мере находящиеся под воздействием света, более ярко окрашены. Глубоководные губки обычно лишены пигмента.

Враги губок. У губок сравнительно немного врагов. Очень хорошей защитой от нападения хищников служат им минеральный скелет, состоящий из большого количества игл, сильный и резкий запах, а также токсичность веществ, содержащихся в их тканях. Тем не менее имеется ряд животных, которые специализировались на питании губками. Пальму первенства в этом отношении следует отдать морским звездам. Это настоящие губкоеды. В условиях Антарктики, например, они, размножаясь в большом количестве, периодически почти полностью истребляют в отдельных районах поселения гигантских губок Росса.

Многие мелкие животные, обитающие внутри или на поверхности губок, используют их тело в пищу. Это некоторые голожаберные моллюски, голотурии, ракообразные, полихеты. К ним присоединяются также личинки ручейников и других насекомых, личинки водяных клещей, встречающиеся на пресноводных губках. К числу активных губкоедов относится и ряд тропических рыб, в желудках которых пищевые комки на 70—95% состоят из остатков губок. Все эти хищники, как правило, существенного вреда губкам не приносят и обычно не вызывают их гибели. Выеденные и поврежденные участки тела быстро зарубцовываются или восстанавливаются.

Симбиоз губок с другими организмами. Очень многие животные, встречающиеся на поверхности и внутри губок, вступают с ними в безобидные или обоюдовыгодные отношения. Таковы многие ракообразные, некоторые многощетинковые черви (полихеты), змеехвостки и др. Нередко в тканях губок откладывают яйца другие животные, например мелкие головоногие моллюски, многощетинковые черви, некоторые рачки, рыбы и т. д. Известным примером симбиоза служит сожительство рака-отшельника с пробковой губкой (Suberites domuncula, цв. табл. 8). Губка поселяется на небольшой пустой раковине брюхоногого моллюска; в эту же раковину залезает молодой рак-отшельник, пользующийся ею для защиты своей мягкой задней части тела. Постепенно вся раковина обрастает губкой, свободным остается лишь вход в жилище рака-отшельника. С ростом губки растет и рак-отшельник. В результате внутри губки образуется спиральная полость, в которой живет рак-отшельник, выставив наружу переднюю вооруженную клешнями часть тела. При необходимости он может полностью скрываться внутри губки. Такой симбиоз выгоден обоим животным: рак-отшельник имеет надежное убежище, а губка получает возможность передвижения.

Следует подчеркнуть, что биологические взаимоотношения ракообразных и губок очень разнообразны. Наблюдается около 500 различных случаев более или менее тесных связей, которые рассматриваются как явления комменсализма, мутуализма, паразитизма и отношения смешанного характера. Многие мелкие веслоногие и равноногие рачки, бокоплавы и близкие к ним морские козочки квартируют или паразитируют в губках. Они встречаются внутри — в каналах и полостях — и на поверхности — в многочисленных ямках и углублениях, питаясь отмершими частицами тела губок. Иногда таких рачков насчитывают десятками и сотнями экземпляров в одной губке.

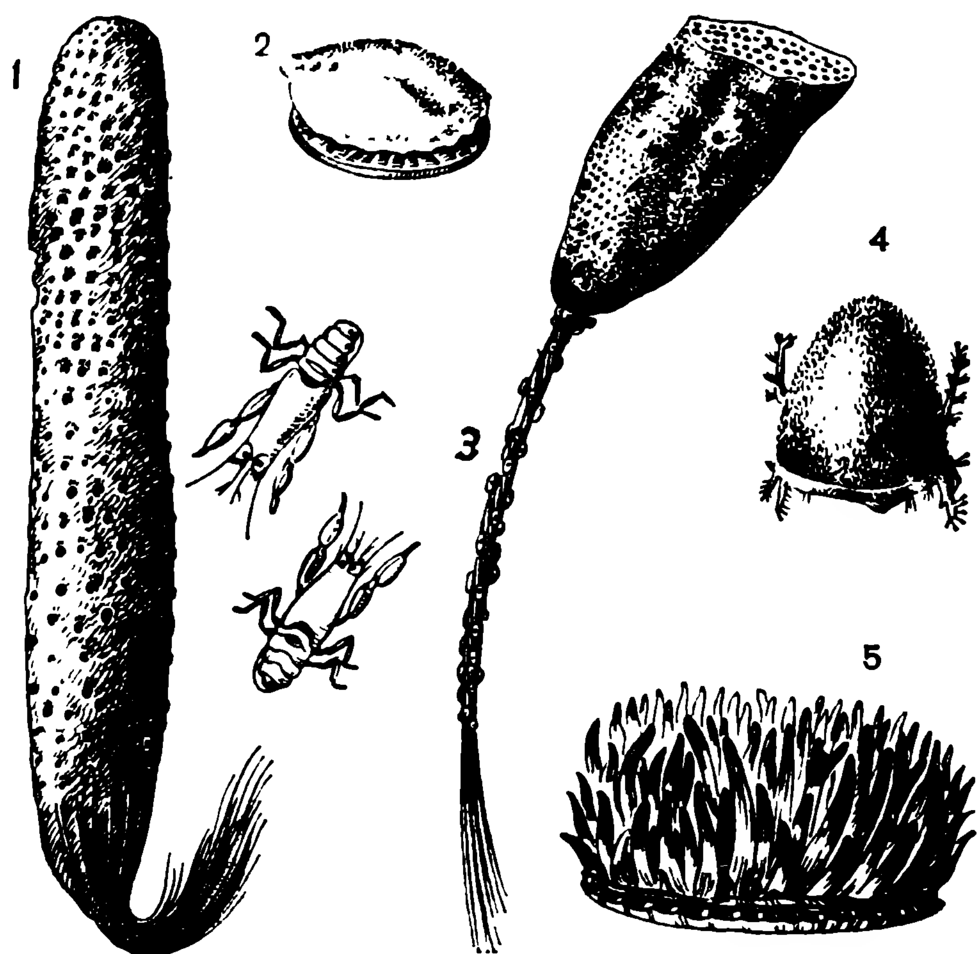


Рис. 120. Сожительство губок с другими животными:
1 — стеклянная губка Euplectella oweni и живущие в ее полости самец и самка рачков вида Spongicola venusta; 2 — губка миксилла (Myxilla parasitica), обросшая обе створки моллюска из рода Chlamis; 3 — стеклянная губка гиалонема (Hyalonema indicum), на корневом пучке игл которой поселились коралловые полипы Polythoa; 4 — губка Dysidea fragilis, растущая на панцире краба Pisa gibbsi; 5 — губка Halichondria sitiens на раковине двустворчатого моллюска.

Десятиногие раки-креветки используют губок в основном в качестве убежища от врагов. Рачки выходят из атриальной полости лишь ночью и редко покидают поверхность губок. Интересно, что обитающие здесь рачки по сравнению со свободноживущими близкими родичами откладывают значительно меньше яиц. Зато их яйца гораздо большего размера, что влияет на сокращение личиночного периода рачков, следовательно, и времени, которое они проводят вне защиты губок. При небольшом количестве яиц ускоренное развитие личинок — важное приспособление, отражающееся на сохранности потомства. Часто креветки и бокоплавы встречаются в полости губок парами. Очень любопытные отношения сложились между десятиногими рачками *спонгикола* (Spongicola venusta) и стеклянной губкой, известной под названием *корзинка Венеры* (Euplectella oweni). В обширной полости почти каждой губки живет пара таких рачков — самец и самка. Они забираются туда еще на стадии личинки и во взрослом состоянии уже не могут выйти на свободу, поскольку устье губки прикрыто защитной решеткой. Так эти рачки всю жизнь и проводят вместе, заключенные в полости губки. В Японии, у берегов которой обитает корзинка Венеры, издавна существует обычай дарить при свадебных церемониях экземпляры губок с находящейся внутри парой рачков как символ вечной и нерушимой любви и супружеской верности (рис. 120).

Некоторые крабы забавно используют непривлекательность губок для хищников. Они таскают на своей спине куски губок, поддерживая их задней парой конечностей. Такие крабы (Dromia) отрезают клешнями соответствующие величине их тела куски губок и общипывают их так, что они помещаются у них на спине. Со временем мягкая и эластичная губка, прижатая к телу краба, приобретает поверхность, удобно прилегающую к панцирю. Губка служит крабу своего рода щитом, который предохраняет его от нападения врагов.

Вполне вероятно, что здесь имеет значение резкий и специфичный запах губок. При появлении крупного хищника краб иногда сбрасывает со спины губку, отвлекая внимание врага, а сам быстро скрывается. Избегнув опасности, краб отыскивает другую подходящую губку и приспосабливает ее на свою спину. Иногда он использует для этого *пробковую губку* с сидящим в ней раком-отшельником. На панцире некоторых крабов находят плотно приросших к ним губок. В данном случае крабы также активно действуют, откусывая клешнями кусочки губок и пристраивая их на своей спине до тех пор, пока они не прирастут к панцирю.

Гораздо реже сожительствуют с губками сидячие ракообразные. К их числу относятся различные усоногие раки (Cirripedia), в частности *морские желуди*, или *балянусы* (Balanus). Эти рачки имеют наружный скелет из известковых пластинок, образующих своеобразный домик; верхние пластинки его могут расходиться, и в появившееся отверстие рачок высовывает наружу передние непрерывно двигающиеся конечности. Балянусы чаще всего встречаются на комкообразных губках, у которых в процессе роста развиваются образования, подобные галлам растений. Отдельные губки могут нести до сотни таких галлов. Морские желуди долго сопротивляются полному обрастанию их губкой, двигая конечностями, снабженными зубчиками. До полного обрастания губкой балянусы успевают достичь половозрелости и дать потомство. Поселение балянусов на губках дает первым ряд выгод: защита от врагов, токи воды, создаваемые губками, слабая пищевая конкуренция с ними. Однако балянусы губкам никакой пользы не приносят. Чрезмерное засилье балянусов иногда вызывает неспособность губок к половому размножению и даже их гибель. Другие представители усоногих раков, *морские уточки* (Lepas), регулярно встречаются на длинном корневом пучке игл некоторых гиалонем (Hyalonema), который используется как подходящий субстрат, возвышающийся над сильно заиленным дном. На этом же корневом пучке игл могут поселяться *коралловые полипы* (Palythoa), образующие вокруг него плотный чехол со многими сидящими на нем небольшими зооидами. Постоянно поселяется на некоторых губках (Axinella) *корковая актиния* (Parazoanthus axinellae). Личинки ее обладают избирательной способностью к субстрату, оседая

именно на тех губках, поверхность которых обычно используется ими в качестве места обитания. Губка играет здесь пассивную роль и, очевидно, никакой выгоды от такого «квартиранта» не имеет.

В очень тесный контакт могут вступать губки также с некоторыми гидроидными полипами. В результате совместного их роста и развития формируются сложные образования, когда общий ствол гидроидов распространяется внутри тела губки, а отдельные полипы сидят в углублениях ее поверхности. Вокруг каждого из этих полипов губка (например, Walteria) выделяет защитный спонгиновый чехол в виде трубки.

Нередко губки используют живые организмы как субстрат для прикрепления их личинок. Известно, что бодяги обрастают стебли тростника, кувшинок, осоки, встречаются на моховых подушках, обнаженных корнях деревьев и т. д. Губка *морской каравай*, поселяясь в корнях крупных водорослей ламинарии, создает там исключительно благоприятные условия для развития сообществ донных животных (червей, моллюсков, мелких ракообразных, голотурий и др.). Двустворчатые моллюски очень часто служат субстратом, на котором охотно поселяются различные губки. В некоторых случаях они обрастают в виде невысоких подушек створки определенных видов моллюсков, вступая с ними в симбиотические отношения. Кроме упомянутого выше случая культивирования крабами на собственной спине кусочков губок, наблюдаются случаи самостоятельного оседания личинок последних на их панцире. На спине некоторых крабов иногда вырастает такая большая колония губки, что она почти скрывает под собой его тело.

Губки могут поселяться и на поверхности других губок. Большей частью такие поселения носят случайный характер. Плавающая личинка за неимением подходящего твердого субстрата оседает на ближайшую к ней взрослую губку. Это приводит иногда к образованию очень сложных сообществ различных губок. Так, у берегов Японии был поднят со дна моря большой экземпляр стеклянной губки (Chonelasma calyx), на котором росло 13 других стеклянных губок, 4 известковых, несколько подушковидных и корковых кремнероговых и четырехлучевых губок; здесь же было обнаружено свыше 70 мелких плеченогих, также ведущих прикрепленный образ жизни.

Губки, в особенности пресноводные, часто находятся в симбиозе с различными водорослями. Очень характерны мелкие одноклеточные зоохлореллы, встречающиеся в большом количестве в протоплазме клеток губок. Именно эти водоросли обусловливают зеленую окраску большинства бодяг. Зоохлореллы поступают в организм губки вместе с током воды и захватываются клетками подобно другим пищевым частицам. Но, в отличие от последних, зоохлореллы не подвергаются немедленному перевариванию, а продолжают жить в клетках губок. Кислород, выделяемый водорослями, и избыток веществ, ассимилируемых ими на свету, используются губкой. Водоросли же находят здесь надежное убежище, питательные соли и углекислый газ. Но в конце концов зоохлореллы постепенно перевариваются в протоплазме клеток. Однако нитчатые водоросли, живущие в мезоглее некоторых бодяг, иногда разрастаются до такой степени, что закупоривают каналы и вызывают гибель хозяина.

СВЕРЛЯЩИЕ ГУБКИ

Очень интересный образ жизни ведут четырехлучевые губки *клионы* (Cliona). Их называют еще *сверлящими губками*, так как они обладают способностью проделывать ходы в твердом известковом субстрате (рис. 121). Часто такой субстрат — раковина моллюсков, массивный скелет кораллов, известковые водоросли или имеющиеся на дне морей известковые породы. Личинка клионы прикрепляется к субстрату, и одновременно с превращением ее в маленькую плоскую губку начинается процесс «сверления» известкового материала. Вначале образуется небольшое углубление, куда заходит тело губки. Затем по мере роста клионы в толще субстрата, в основном вблизи его поверхности, проделываются ходы (каналы), сообщающиеся между собой. Мягкое и нежное тело губки заполняет каналы, а изнутри в сторону поверхности просверливаются округлые отверстия, посредством которых губка вступает в связь с внешней средой. Из этих отверстий слегка выдаются наружу небольшие сосочковидные выросты (папиллы) тела губки, несущие на концах устья или поры.

О поражении известкового субстрата можно судить по округлым отверстиям на его поверхности, имеющим в среднем диаметр около 1 мм. В результате деятельности клион известковый материал в значительной степени разрушается, а разросшаяся губка не помещается в проделанных ею каналах. Тогда клиона начинает расти как обычная губка, образуя подушковидные или комкообразные наросты, достигающие иногда величины 30 см и более. В некоторых случаях губка может выходить наружу еще до разрушения известкового субстрата. Клионы размножаются не только половым путем. По отмирании губки в проделанных ею каналах можно обнаружить шаровидные геммулы красного цвета. При соответствующих условиях из них вырастают маленькие губки, также обладающие способностью к сверлению известкового субстрата.

Скелет клион состоит из мелких изолированных кремневых игл микроскопического размера. Раньше предполагали, что процесс сверления осуществляется благодаря механическому действию

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 7—14

Таблица 7. Поселение губок на дне Средиземного моря:

1 — клиона (Cliona);
2 — Calyx;
3 — Siphonochalina;
4 — Acanthella;
5 — Chondrilla;
6 — геодия (Geodia) с сидящей на ней змеехвосткой;
7 — Raspailia;
8 — Halichondria;
9 — Siphonochalina;
10 — пробковая губка (Suberites domuncula) и рак-отшельник;
11 — морской апельсин (Tethya aurantium);
12 — Hymedesmia;
13 — Axinella в сожительстве с коралловыми полипами (Parazoanthus axinellae);
14 — Haliclona;
15 — Axinella.

Таблица 8. Губки на дне Японского и Белого морей:

1 — Suberites domuncula и рак-отшельник;
2 — Polymastia mammillaris;
3 — Phakellia cribrosa *(справа)*;
4 — Isodictya palmata с большим количеством сидящих на ней капрелл.

Таблица 9. Различные формы тропических губок:

1 — чашевидная;
2 — бокаловидная;
3 — шаровидная;
4 — желтая комковатая;
5 — корковая розовая губка.

Таблица 10. Ядовитые кишечнополостные:

1 — «португальский кораблик» (Physalia);
2 — корнерот (Rhizostoma);
3 — хиродропус (Chirodropus);
4 — крестовичок (Gonionemus).

Таблица 11. Различные представители гидроидов, лишенных гидротек (Athecata):

1 — общий вид колонии Clava multicornis;
2 — строение отдельных полипов Clava multicornis;
3 — строение отдельных полипов Coryne lovenii (в центре гонангий).

Таблица 12. Крупные колониальные гидроиды:

1 — колония Tubularia larynx на дне Белого моря;
2 — общий вид колонии;
3 — строение отдельных полипов.

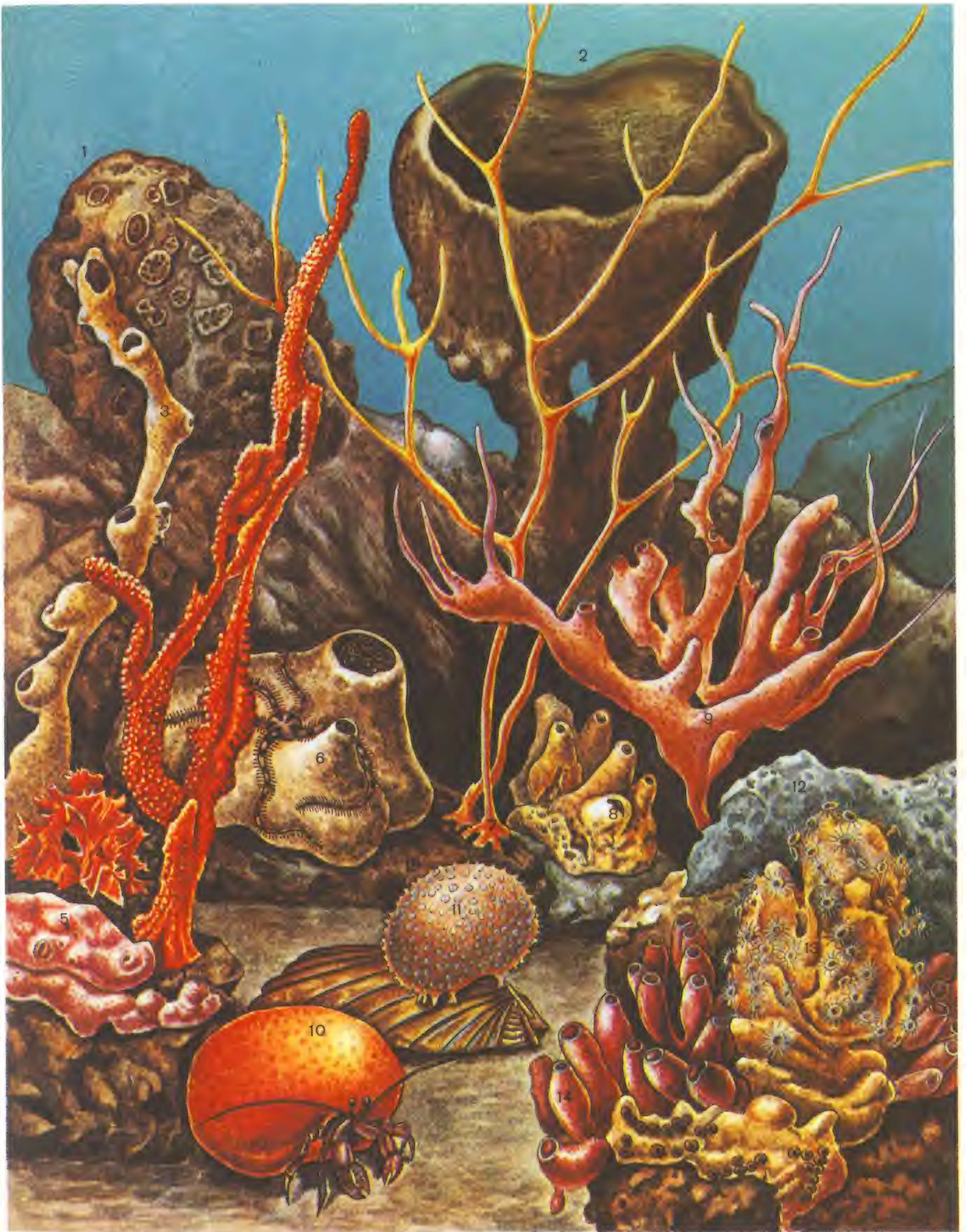
Таблица 13. Колониальные гидроиды, обладающие гидротекой (Thecaphora):

1 — колонии обелии — Obelia geniculata и O. longissima на ламинарии;
2 — отдельная колония O. geniculata;
3 — полипы — O. loveni;
4 — общий вид колонии Dynamena pumila;
5 — часть колонии Sertularella sp.

Таблица 14. Гигантские гидроиды и гидрокораллы:

1 — обитатель Японского моря Solanderia misacinensis;
2 — дальневосточный гидрокоралл Errinopora sp.;
3 — огненный тропический гидрокоралл миллепора (Millepora dichotoma).

Таблица 7. Поселение губок на дне Средиземного моря



Т а б л и ц а 8. Губки на дне Японского и Белого морей





1
2
3
4





Таблица 9. Различные формы тропических губок



1



3



4



2



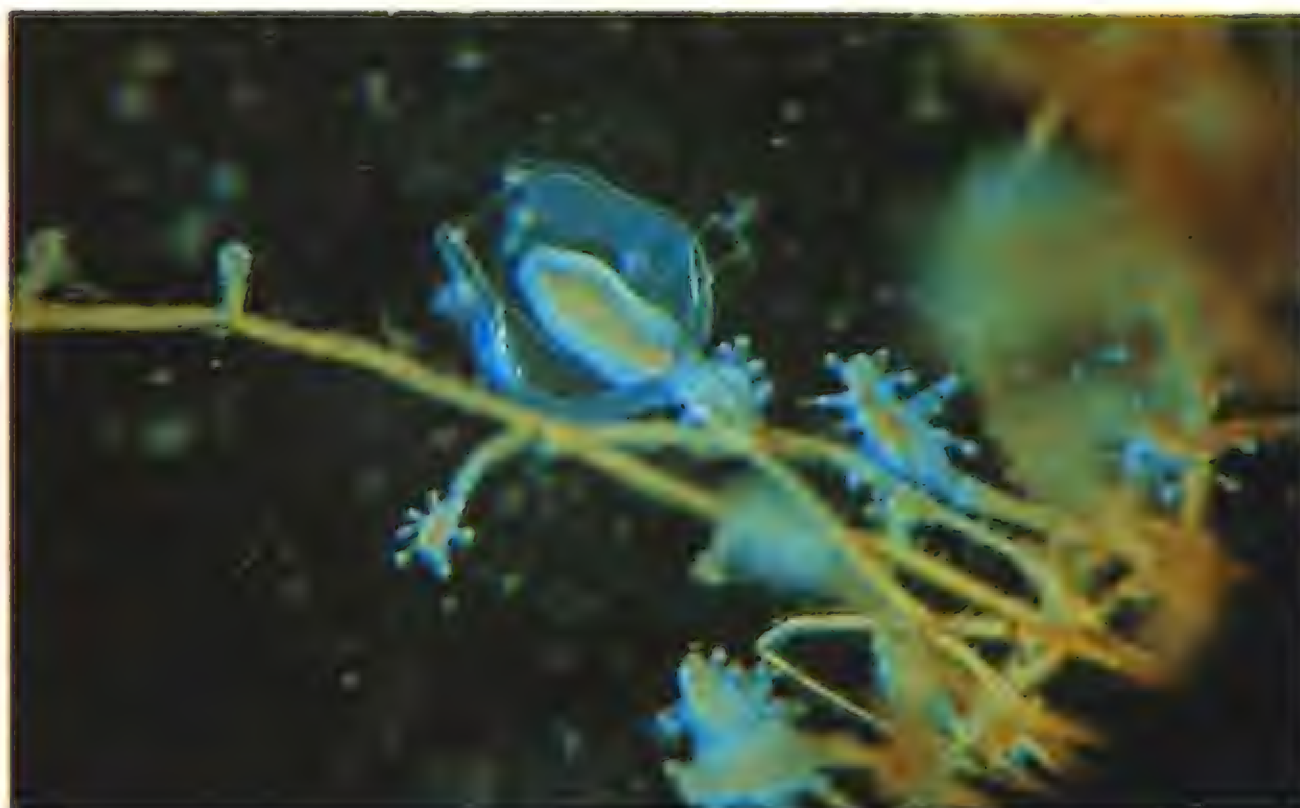
5

Таблица 10. Ядовитые кишечнополостные



Т а б л и ц а 11. Различные представители гидроидов, лишенных гидротек







1

2

3

Таблица 12. Крупные колониальные гидроиды



1

2

3





Таблица 13. Колониальные гидроиды, обладающие гидротекой

1





3

2



4

5



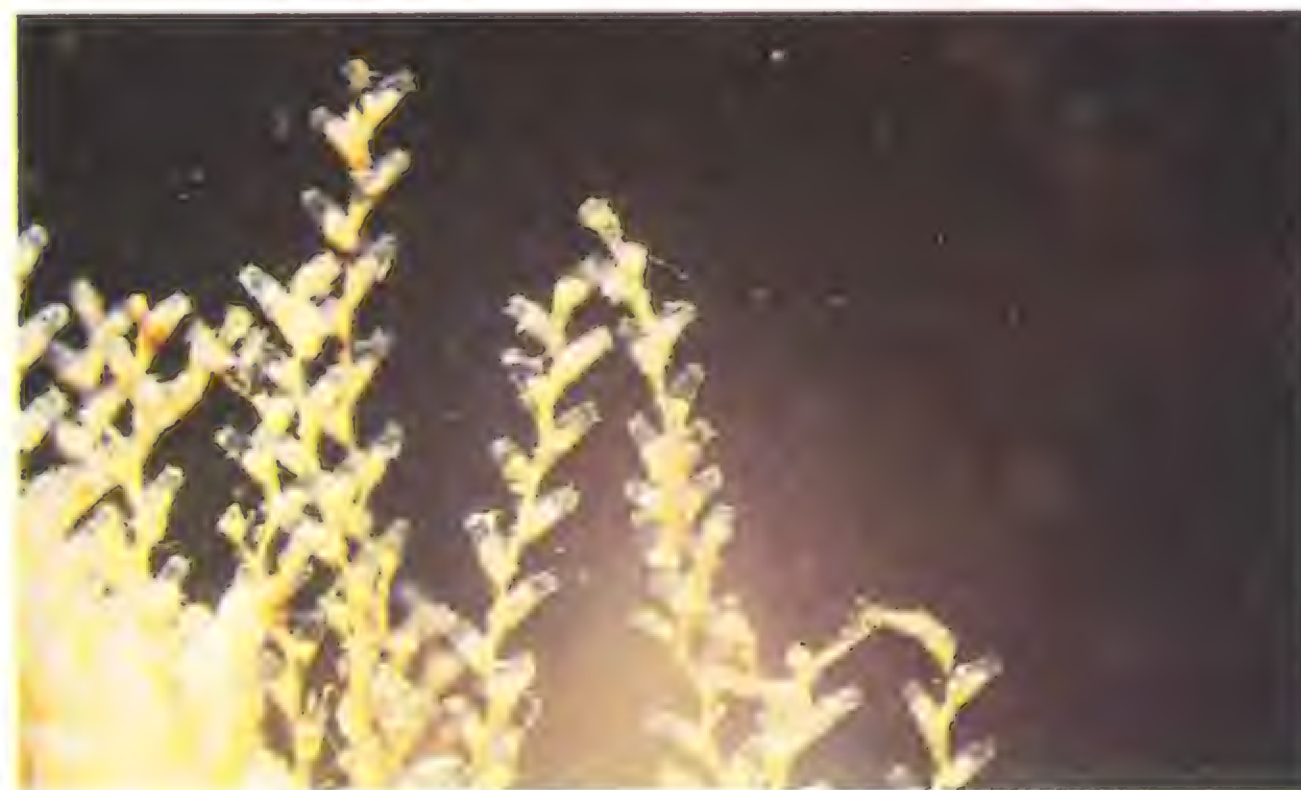


Таблица 14. Гигантские гидроиды и гидрокораллы





1

2

3

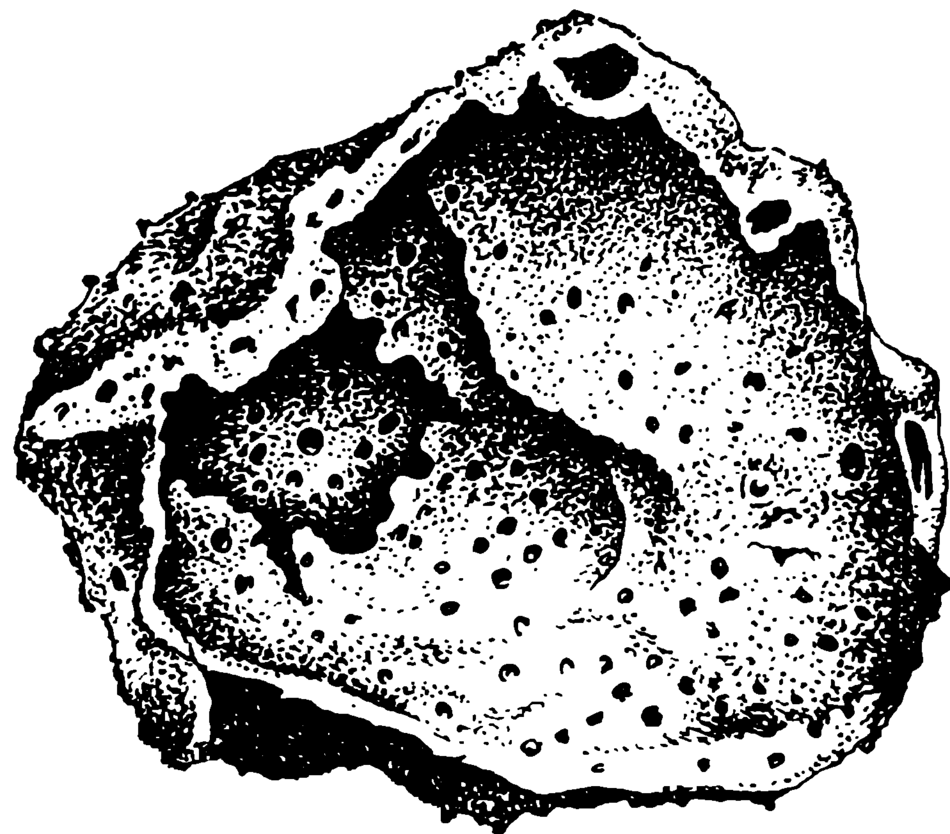


этих иголочек. Однако оказалось, что процесс сверления заключается в непрерывном «выгрызании» очень мелких чешуек извести. Эти чешуйки скапливаются у оснований устьевых отверстий и затем выводятся наружу. Каким образом происходит это отделение мелких чешуек от известкового субстрата, окончательно не установлено. Правда, наблюдалось, что амебоидные клетки мезоглеи, приближаясь к поверхности губки, направляют в сторону субстрата нитевидные ложноножки. Поэтому полагают, что механизм сверления у клион состоит в одновременном воздействии углекислого газа, выделяемого отдельными поверхностными клетками губок, и сократительных усилий этих клеток.

Сверлящие губки относятся к числу опасных вредителей устричных банок. Поселяясь на раковинах устриц и делая в них ходы, клионы вызывают так называемую пряничную болезнь устриц, которая приводит их в конце концов к гибели. Для уничтожения этих вредителей применяются различные способы борьбы, основанные на знании их биологии. Известно, что клионы, являясь морскими животными, не выносят пресной воды. Поэтому пораженных пряничной болезнью устриц на некоторое время погружают в пресную воду, в результате чего сверлящие губки обычно погибают. Другой способ борьбы заключается в создании вокруг поселений клионов защитного вала из пустых раковин моллюсков. На эти раковины сверлящие губки нападают в первую очередь, оставляя нетронутой большую часть живых устриц. Один из новейших способов предохранения плантаций от нападения сверлящих губок состоит в подборе для разведения устриц подходящего неизвесткового материала. Дело в том, что при создании искусственных устричных банок обычно в качестве субстрата, на котором поселяются личинки устриц, берут пустые раковины других моллюсков или даже самих устриц. Но они обильно заселяются сверлящими губками и в дальнейшем служат источником заражения молодых устриц, часто растущих тесно друг подле друга. Поэтому вместо известкового материала применяют обломки черепицы и кирпичей, что дает хорошие результаты. Кроме того, используют раковины, покрытые темным лаком, препятствующим заражению их сверлящими губками.

Сверлящие губки постоянно встречаются на коралловых рифах, причем поселяются они лишь на отмерших частях кораллов. Здесь благодаря деятельности клион и других сверлящих организмов происходит разрушение известкового материала. В силу этого большие куски кораллов легко отламываются от верхних участков рифа, падают вниз, постепенно заполняя впадины и углубления на дне и способствуя тем самым дальнейшему росту коралловых рифов и расширению занятой ими площади. Поселяясь также на прибрежных известковых породах, сверлящие губки, проделывая в них ходы, участвуют в разрушении берегов. О значительной роли губок в этом процессе могут свидетельствовать известковые берега Далмации, где почва повсюду усеяна множеством обломков скал, изъеденных клионами. Известковый субстрат в результате деятельности этих губок настолько разрыхляется, что обломки скал можно раздавить рукой.

Клионы обитают на сравнительно небольшой глубине, лишь изредка они встречаются глубже 100 м. Наиболее богаты ими мелководные участки теплых морей. У нас сверлящие губки известны в Черном море, обнаружены они также в дальневосточных морях и в юго-западной части Баренцева моря.



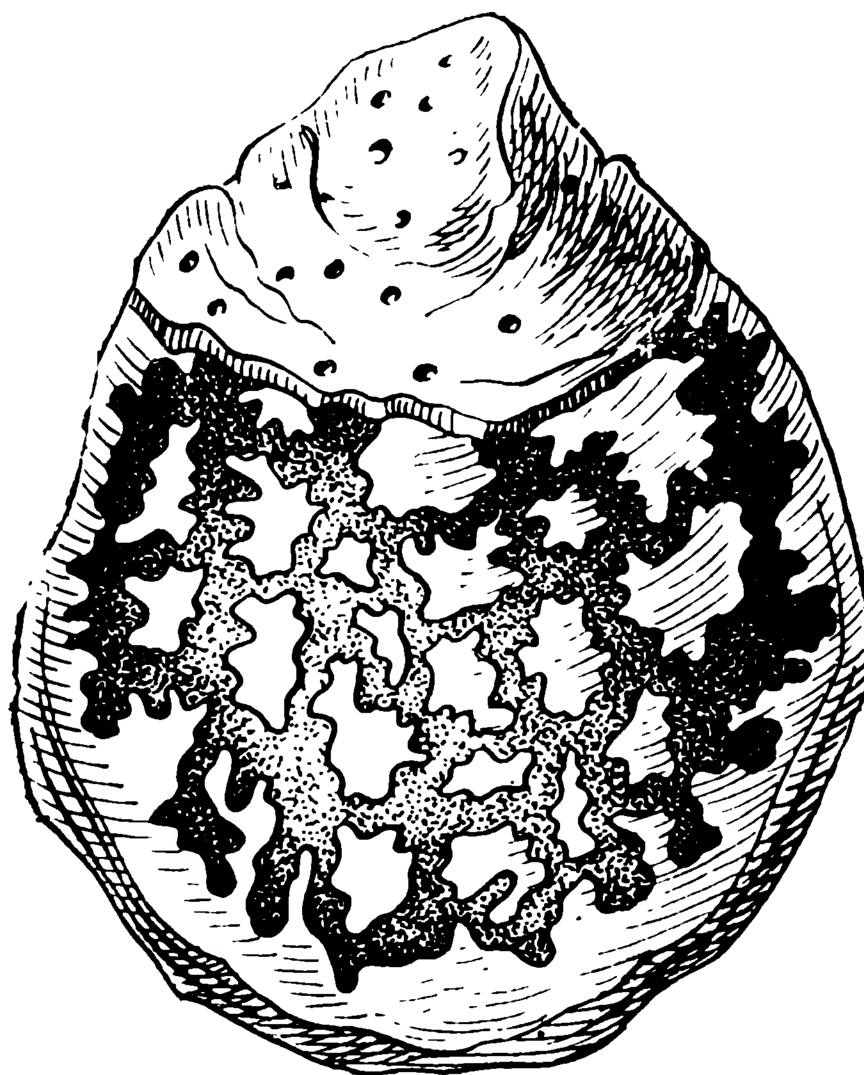


Рис. 121. Раковины устрицы, пораженные сверлящей губкой:

вверху — на поверхности раковины видны многочисленные отверстия, просверленные губкой; *внизу* — часть верхнего слоя раковины удалена, чтобы показать ходы и каналы, проделанные в ней сверлящей губкой.

ГУБКИ - БИОФИЛЬТРАТОРЫ

Живые губки непрерывно процеживают через тело воду. При этом в канальной системе губок создается сильный напор воды. Специальные наблюдения над одной из известковых губок (Leucandra aspera) показали, что у нее вода вытекает из устья со скоростью 7—8,5 см/с. У пресноводных губок из устьевых отверстий бьет хорошо заметная струя воды на расстояние 15—20 см. Суточное количество воды, которое пропускает губка, в первую очередь зависит от ее величины и вида. Упомянутая известковая губка высотой около 7 см процеживает за сутки 22,5 л воды, несколько меньшего размера пробковая губка — 12 л, а большая колония морской *кремнероговой губки* (Callyspongia sororia) пропускает за сутки 1575 л воды.

Мелкие органические и неорганические частицы, взвешенные в толще воды, попадая через поры в организм губки, задерживаются в нем. Органические частицы усваиваются, а неорганические вновь выводятся наружу, постепенно оседая на дно. В этом заключается биологическая роль губок как фильтраторов, жизнедеятельность которых отражается на составе окружающей воды. Ряд опытов свидетельствует о большой фильтрационной способности губок. Наблюдалось, например, что экземпляр пресноводной губки бодяги (Spongilla lacustris, Ephydatia mulleri) величиной с палец за сутки очищает 3 л воды, замутненной 2 $см^3$ молока. В другом случае отмечается, что эта же бодяга примерно такой же величины делает прозрачными за трое суток 3 л воды, наполовину смешанной с выжимкой из другой губки. Особенно практически важное значение имеют губки в процессах самоочищения пресных водоемов от гниющих органических остатков и бактерий. Отмечено, что в реках, протекающих через большие города и индустриальные поселки, на некотором расстоянии от населенного пункта вода быстро очищается от многих загрязняющих ее веществ. В этом важная роль принадлежит губкам, которые здесь пышно развиваются, создавая своеобразный фильтрационный барьер.

ЯДОВИТЫЕ СВОЙСТВА ГУБОК

Большинство губок имеет очень резкий и неприятный запах, с которым, как предполагают, связано выделение каких-то ядовитых веществ. Еще Э. Геккель наблюдал, что мелкие одноклеточные организмы, приближаясь к известковым губкам, теряют подвижность или погибают, после чего током воды увлекаются внутрь губки. Опыты показали, что даже простая водная вытяжка из морских губок препятствует росту некоторых бактерий, т. е. обладает антибиотическими свойствами. Испытывались различные вытяжки из губок и на крупных животных. Установлено, что вещество пресноводных губок, несомненно, токсично. Так, введение вытяжки из губок в брюшину некоторых теплокровных животных (*белых мышей*, *морских свинок*, *кроликов* и др.) вызывает болезненные симптомы: прогрессивное удушье, частичное растворение эритроцитов крови др. Однако холоднокровные животные (например, *лягушки*, *рыбы*) нечувствительны к инъекции этой вытяжки, а введение ее в их пищеварительный тракт не оказывает на них сколько-нибудь заметного действия.

В дополнение к сказанному следует отметить случаи кожных заболеваний человека, вызываемых губками. В водах Карибского моря имеется несколько видов губок (Neofibularia и др.), прикосновение к которым вызывает сильнейший зуд, покраснение и даже отек кожного покрова. Примочки разбавленной уксусной кислоты заглушают боль, и через несколько дней последствия такого контакта с губкой обычно проходят. Но такие губки исключение, обычно же они безвредны для человека. Их можно брать голыми руками, и если наиболее колючие губки вонзаются в тело, никаких последствий это не вызывает. Однако в особых условиях иголочки губок могут вызвать кожные заболевания. Как известно, по отмирании губок их иглы оседают на дно водоема, в большом количестве насыщая грунт. Длительное пребывание человека на таком грунте обычно приводит к появлению жжения и сильного зуда кожи, вызванного механическим воздействием на нее многочисленных иголочек. Пострадавший невольно расчесывает эти места, нередко занося в ранки инфекцию. Подобные дерматиты особенно распространены среди рыбаков. Такие же последствия наблюдаются при земляных работах на дне высохших прудов или озер, где до этого обильно была представлена фауна губок. В последнее время установлено наличие у губок широкого спектра биологически активных веществ, перспективных для нужд фармакологии.

ПРОМЫСЛОВЫЕ ГУБКИ

Объектом промысла служат немногие кремнероговые губки, употребляемые для туалета, медицинских и технических целей, а также отдельные виды стеклянных губок, используемых в качестве украшений.

Туалетные губки. Под таким названием известны губки (Spongia officinalis, Hippospongia communis и др.), скелет которых состоит из густой сети роговых волокон. Именно скелет, освобожденный от остальных частей тела и отличающийся эластичностью, гигроскопичностью, пористостью и другими качествами, широко применяется. Туалетные губки растут в виде ноздреватых комков, округлых толстых лопастей или ковриг, дости-

гающих 20 см величины, а то и значительно более (рис. 122). Цвет их желтый, коричневый, серый или иногда черный. Имеется много сортов туалетных губок. Наиболее ценные из них, *левантийская* и *далматинская губки*, отличаются особой мягкостью и нежностью скелета. Чем меньше содержится минеральных включений в роговых волокнах, тем дороже ценится такая губка.

С античных времен туалетная губка используется человеком для мытья тела. Позднее, в средние века, она стала применяться в медицине в качестве тампонов для остановки кровотечений и при лечении заболеваний зобной железы. В последнем случае препарат жженой губки прописывали как внутреннее средство. Действие такого препарата объяснимо, поскольку в составе рогового вещества губки содержится иод. В то время еще не знали причин зобных заболеваний, и лечебные свойства жженой губки были установлены лишь опытным путем. В настоящее время область применения туалетной губки значительно расширилась. Она используется для мытья и нанесения красок в полиграфическом производстве, применяется как тонкий шлифовочный и полировочный материал в ювелирном деле, в зеркальном и оптическом цехах. Из этих губок изготовляют разнообразные фильтры, например для очистки эссенций и масел. С помощью туалетных губок особым способом воронят сталь.

Промысел туалетных губок широко развит в Средиземном и Красном морях, в Мексиканском заливе и Карибском море, а также в Индийском океане, на Филиппинах и у берегов Австралии. В ряде мест, например в Адриатическом море, у берегов Флориды и Японии, созданы искусственные плантации. Для этого используют большую способность губок к восстановлению самостоятельного организма из фрагмента. При искусственном разведении губок разрезают на части, которые культивируют в подходящих местах на дне. Через несколько лет из отдельных кусков вырастают организмы, достигающие промыслового размера. Их собирают пловцы-ныряльщики, водолазы, а также вылавливают посредством острог, трезубцев или драг с борта судна или лодки.

Пресноводные губки бодяги. В отличие от туалетных губок, бодяги (Spongilla, Ephydatia и др.) имеют скелет, состоящий из мелких кремневых иголочек и небольшого количества спонгина. Внешний вид их разнообразный, чаще всего они образуют колонии комковатой или кустистой формы. Окраска тела варьирует от серой и бурой до зеленоватой. Бодяга встречается на небольшой глубине вблизи берегов в озерах, реках, прудах и ручьях, поселяясь на камнях, корягах, затонувших ветвях и стволах деревьев и т. д.

Сушеную и растертую в порошок бодягу применяют во многих странах как средство при ревматизме, ушибах и в некоторых других случаях.



Рис. 122. Туалетная губка зимокка (Spongia zimocca).

Рис. 123. Губки:
слева — украшение, изготовленное из корневых пучков губки гиалонемы (Hyalonema sieboldi); *справа* — скелет губки корзинка Венеры (Euplectella aspergillum).



Настойку из бодяги употребляют против невралгии и других заболеваний. Раньше сбор бодяги в России был широко распространен. Бодяга служила даже предметом вывоза за границу, в особенности в Германию. В Южной Америке некоторые пресноводные губки издавна применяют в гончарном деле. Порошок из бодяг смешивают с гончарной глиной. Изготовленные из такой смеси сосуды очень прочны.

На территории СССР в различных водоемах обитает около 20 видов пресноводных губок. Кроме настоящих бодяг, известны еще особые байкальские губки подушковидной (Baicalospongia) или кустистой формы (Lubomirskia). Байкальские губки содержат более жесткий скелет и используются местным населением для чистки и полировки металлических изделий.

Стеклянные губки. Некоторые стеклянные губки обладают очень красивым и изящным скелетом. Очищенный от органического вещества, он используется как украшение и сувениры. Особенно красива уже упоминавшаяся *корзинка Венеры*. Ее скелет в виде нежного ажурного цилиндра настолько замысловатого и тонкого строения, что кажется сделанным искусной рукой человека. Корзинка Венеры считается очень ценным украшением.

Другая стеклянная губка, *гиалонема*, имеет округлое тело, сидящее на конце стержня, состоящего из длинных толстых игл. Скелет этой губки используют целиком или из его отдельных частей монтируют различные причудливые украшения (рис. 123).

Промысел обеих губок сосредоточен главным образом у берегов Японии и Филиппинских островов. Добыча их сопряжена с большими трудностями, так как они живут на значительной глубине, а скелет их отличается хрупкостью.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ ГУБОК

Губки — очень древние животные. Уже в кембрийском море существовала богатая их фауна, представленная почти всеми классами и отрядами губок, известными и в настоящее время. Лишь очень немногие ископаемые губки принадлежат к вымершим отрядам *восьмилучевых* (Octactinellida) и *разнолучевых губок* (Heteractinellida). Окаменевшие их остатки находят в палеозойских отложениях. Периодом наибольшего расцвета губок считают юрское и меловое время. Тогда же, очевидно, появились первые пресноводные губки. Интересно, что некоторые роды и даже виды губок, которые обнаруживают в меловых отложениях, дожили до настоящего времени.

Лучше всего в ископаемом состоянии сохраняются губки, у которых иглы срастаются друг с другом, образуя прочный скелетный каркас. Остатки этих губок в виде окаменелостей находят во многих отложениях разного геологического возраста. Губки со скелетом из изолированных игл встречаются в ископаемом состоянии очень редко. Но зато в осадочных породах хорошо сохраняются отдельные кремневые иглы губок. В настоящее время изучению ископаемых игл губок уделяют большое внимание. По отдельным сохранившимся иглам можно получить представление о семействе, иногда роде и даже виде губок, которые обитали в местах их захоронения. Находки ископаемых губок, а также их игл имеют важное значение для палеонтологии, так как дают возможность восстанавливать фауну губок древних водоемов и условия существования в них. Подобно другим животным, ископаемые губки и иглы скелета используют в геологии как индикаторы при решении различных вопросов стратиграфии осадочных пород, для определения их возраста.

КЛАСС ИЗВЕСТКОВЫЕ ГУБКИ (CALCISPONGIAE, ИЛИ CALCAREA)

Известковые губки — исключительно морские организмы, живущие на небольшой глубине. Это довольно непрочные животные, одиночные или колониальные, редко превышающие 7 см в высоту (цв. табл. 5). Часто их тело имеет бочонковидную, трубчатую или мешковидную формы, игольчатую поверхность и устьевое отверстие, окруженное венчиком из длинных игл. Большинство представителей этого класса лишены пигмента или окрашены в желтоватые и сероватые тона. Во взрослом состоянии у них наблюдаются все три типа строения ирригационной системы, представленные наиболее отчетливо. Поэтому известковые губки служат излюбленным объектом для изучения морфологии, развития и жизнедеятельности этой уникальной группы животных.

Скелет известковых губок состоит из трехлучевых, четырехлучевых и одноосных игл. Обычно они лежат в теле свободно и не соединены друг с другом. Иглы известковых губок преимущественно мелкие и не разделяются на макро- и микросклеры (рис. 112). Длина трех- и четырехлучевых игл редко превышает 0,3 мм, а одноосные иглы могут достигать 3 см длины. Скелетные элементы известковых губок формируются внутри склероцитов.

Класс известковых губок нередко подразделяют на низшие и высшие группы (отряды Homocoela

и Heterocoela). К первым относят губок, имеющих простейший (асконоидный) тип строения, ко второму — сиконоидные и лейконоидные типы. В настоящее время более естественным считается выделение равноценных подклассов Calcinea и Calcaronea, что соответствует существующим двум ветвям параллельной эволюции асконов, преобразования их в губки типа сикон и лейкон.

ПОДКЛАСС CALCINEA

Усложнение структуры губок происходит вследствие незавершенного бесполого размножения асконов продольным делением, формирования кормусоподобных организмов и последующего превращения их в сиконоидные и лейконоидные особи. Характерны личинка-паренхимула, хоаноциты с базальным положением ядра при отсутствии прямой связи его со жгутиком, спикулы, правильные (равноугольные) триактины. Сюда относят такие губки, как Clathrina, Ascandra, Leucetta.

ПОДКЛАСС CALCARONEA

Названный подкласс — основная группа известковых губок. Структура их усложняется благодаря незавершенному бесполому размножению асконов путем почкования (образование множества радиальных выростов тела) и индивидуализации возникших таким способом кормусов. Характерны личинка-амфибластула, хоаноциты с апикальным ядром, имеющим прямую связь со жгутиком клетки, спикулы (сагиттальные триактины). Типичные представители: губки родов Leucosolenia, Sycon, Leucandra. Многие из них обладают правильным радиально-симметричным телом бочонковидной или цилиндрической формы.

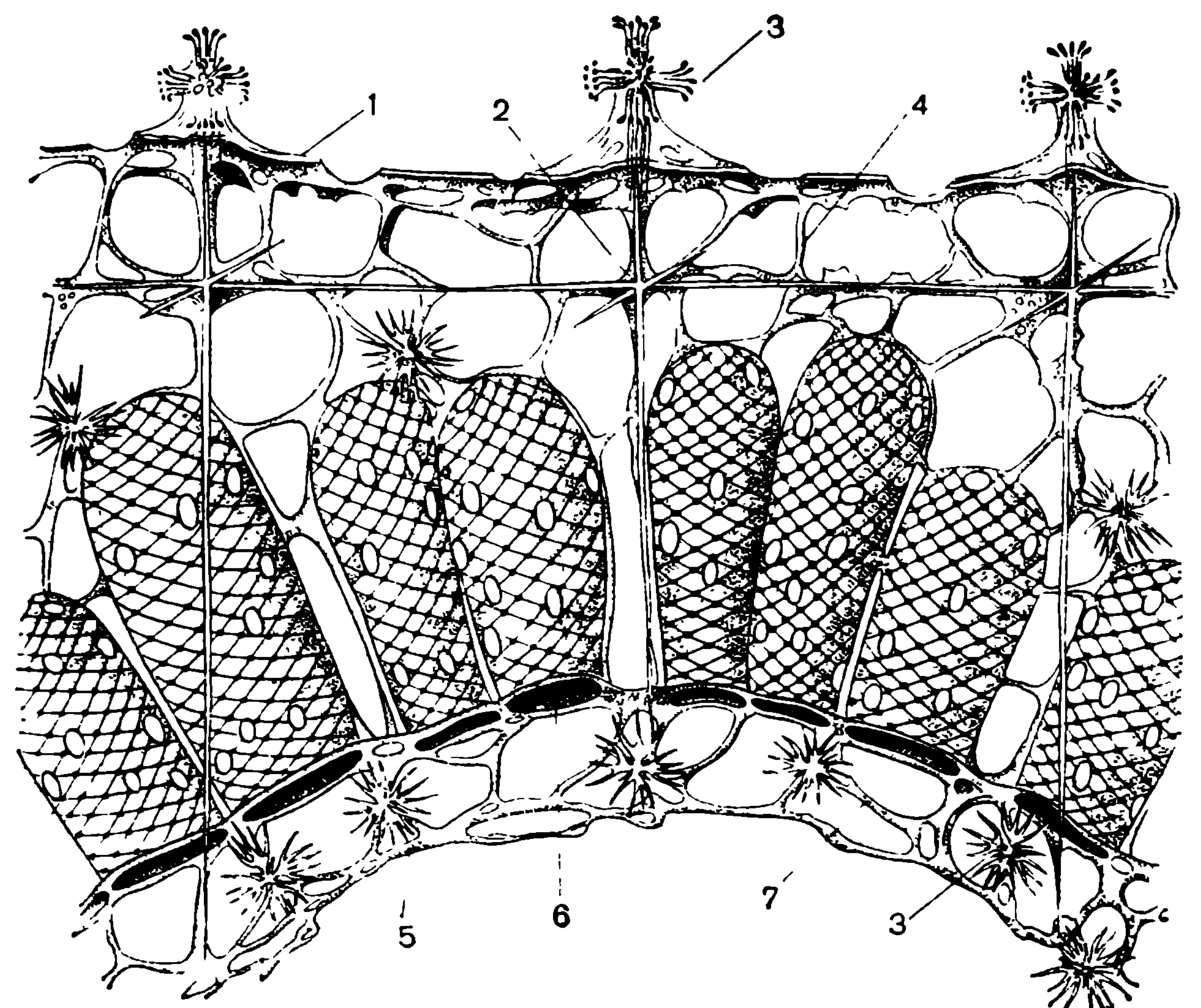
КЛАСС СТЕКЛЯННЫЕ, ИЛИ ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ ГУБКИ (HYALOSPONGIAE)

Особая группа преимущественно глубоководных губок, достигающих в высоту 50 см и более (цв. табл. 5). Тело их чаще всего бокаловидное, трубчатое или мешковидное, мягкое, легко рвущееся, а при значительном развитии скелета и срастании игл — довольно твердое и ломкое. Цвет серый, белый или желтоватый и коричневый. Это обычно одиночные радиально-симметричные, реже колониальные организмы. Мезоглея почти совершенно редуцирована, и живая ткань в основном представлена синцитием, который образует дермальную мембрану, стенки жгутиковых камер и рыхлую сеть перемычек, соединяющих между собой все части тела (рис. 124). Из более или менее дискретных клеток наблюдаются лишь археоциты, тезоциты, хоанобласты, склероциты, но и они нередко вступают в контакт с синцитием. Миоциты отсутствуют, в связи с чем поровые и устьевые отверстия этих губок не способны к сокращению. Ирригационная система сиконоидного типа.

Скелет стеклянных губок построен из кремнезема в виде водной кремниевой кислоты и состоит из разнообразных шестилучевых игл и их производных. Лучи этих игл направлены по трем взаимно перпендикулярным осям, почему рассматриваемых губок называют еще трехосными. Часто один или несколько лучей редуцируются, и тогда возникают пяти-, четырех-, трехлучевые и даже одноосные иглы, а от исчезнувших лучей остаются не-

Рис. 124. Разрез через стенку тела стеклянной губки Euplectella aspergillum:

1 — дермальная мембрана; *2* — макросклеры; *3* — микросклеры; *4* — субдермальные синцитиальные перемычки; *5* — гастральная мембрана; *6* — жгутиковые камеры; *7* — субатриальные синцитиальные перемычки.



большие бугорки. Лучи игл могут быть гладкими или шиповатыми, прямыми или изогнутыми, а иногда несут на концах вздутия. У некоторых видов губок иглы срастаются концами так, что образуется правильный решетчатый каркас с прямоугольными ячейками, либо скелет представляет собой запутанную сеть из кремневых перекладин. Микросклеры разнообразны и имеют причудливую форму. Среди них различают гексастры и амфидиски. Гексастры — это в основе маленькие шестилучевые иголочки, лучи которых на концах часто снабжены многочисленными и разнообразными придатками. Амфидиски подобны якорькам, состоящим из тонкого стерженька, на обоих концах которого венчиком расположены лопастные выросты. Скелет стеклянных губок дифференцирован, и иглы различной формы занимают определенное место в их теле. Величина игл значительно варьирует. Макросклеры обычно измеряются сотнями микрометров, но могут достигать нескольких десятков сантиметров. Микросклеры гораздо мельче, их размеры колеблются в среднем от 10 до 100 мкм. Иглы имеют сложную микроскопическую структуру. Каждая из них внутри содержит органическую осевую нить, вокруг которой концентрическими слоями откладывается кремнезем. Слои отделены друг от друга прослойками из органического вещества.

Класс стеклянных губок состоит из двух подклассов: Hexasterophora и Amphidiscophora.

ПОДКЛАСС HEXASTEROPHORA

Микросклеры представлены различными гексастрами. Часто большие иглы этих губок, соединяясь друг с другом, образуют скелет в виде решетки. К подклассу относятся такие формы, как корзинка Венеры (сем. Euplectellidae), имеющая цилиндрическое тело, крупные бокаловидные или мешковидные губки Росса (сем. Rossellidae), колониальные губки (сем. Euretidae), тело которых образовано разветвленными и неравномерно сросшимися тонкостенными трубками.

ПОДКЛАСС AMPHIDISCOPHORA

Микросклеры этих губок имеют вид амфидисков, гексастры в их скелете отсутствуют. Типичный представитель подкласса — губка *гиалонема* (сем. Hyalonematidae). Она имеет бокаловидное или яйцевидное тело, сидящее на ножке из пучка длинных игл, которыми губка укореняется в грунте. Сюда же относится гигантский *монорафис* (Monorhaphis chuni) с ноздреватым цилиндрическим телом около 1 м в высоту, которое пронизано иглой, достигающей 3 м при толщине 8,5 мм (цв. табл. 5).

КЛАСС ОБЫКНОВЕННЫЕ ГУБКИ (DEMOSPONGIAE)

К этому классу принадлежит большинство живущих в настоящее время губок. Представители этого класса поражают наблюдателя разнообразием форм, размеров и красок (цв. табл. 6, 8, 9). Подобно стеклянным губкам, они достигают значительной величины, но в то же время среди них встречается много представителей и карликового роста. Обыкновенные губки — колониальные или, реже, одиночные организмы, имеющие лейконоидный тип строения ирригационной системы. Жгутиковые камеры у них мелкие, округлой или слегка вытянутой формы. Скелет образован одноосными и четырехлучевыми кремневыми иглами, нередко в сочетании с органическим веществом спонгином. Иногда иглы отсутствуют и скелет представлен одними роговыми волокнами.

Макросклеры обычно закладываются внутри склероцитов, носящих здесь название силикобластов. Вначале образуется тонкая осевая нить из органического вещества, вокруг которой откладывается слой аморфного кремнезема. Затем молодая иголочка освобождается из материнской клетки, и ее формирование завершается другими силикобластами, откладывающими на поверхности иглы концентрические слои более плотного кремнезема. Образование микросклер полностью завершается внутри материнской клетки. Очень немногие, так называемые мясистые губки (Oscarella, Halisarca), относящиеся также к этому классу, совсем лишены скелета.

Обыкновенные губки подразделяются на два больших отряда: Tetraxonida и Cornacuspongida.

ОТРЯД ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫЕ ГУБКИ (TETRAXONIDA)

Подобно рассмотренным выше группам губок, к названному отряду принадлежат типично морские формы. Скелет их образован четырехлучевыми иглами с примесью одноосных игл, заостренных на обоих концах, гораздо реже он представ-

лен только одноосными, чаще всего головчатыми иглами. Наиболее характерные микросклеры — звездчатые иголочки. Спонгин, как правило, отсутствует. Четырехлучевые иглы разнообразны по внешнему виду. Обычно один из лучей, значительно длиннее остальных, служит основным стержнем, на конце которого расходятся три луча. У разных игл они по-разному изогнуты, а иногда разветвлены. В особых случаях все четыре луча примерно одинаковой длины, и если провести соединительные линии между всеми их концами, то получится очертание правильного тетраэдра. У большинства четырехлучевых губок иглы расположены преимущественно радиально, т. е. направлены от основания или из центра их тела к поверхности. В соответствии с этим и сами губки обычно имеют лучистую симметрию. На поверхности часто развиты длинные иглы в виде густой щетины, а тело малоэластичное, нередко снабженное корковым слоем или даже прочным панцирем.

Среди четырехлучевых губок пользуются известностью крупные губки *геодии* из семейства Geodiidae (рис. 125). Они имеют форму шаров, неглубоких бокалов или неравномерно разросшихся комков величиной до 50 см. Тело геодий очень прочное, так как снаружи оно покрыто кремнистым панцирем толщиной до 3 мм. Устья и поры рассеяны по всей поверхности губки или сосредоточены в особых углублениях. Под панцирем находятся мягкие части губки, скелет которых состоит из радиально расположенных четырехлучевых и одноосных крупных игл. Сам панцирь образован исключительно мелкими шарообразными микросклерами (до 0,3 мм в диаметре), тесно лежащими в несколько слоев. Очень многочисленны и разнообразны по внешнему виду представители семейства *полимастии* (Polymastiidae), имеющие обычно подушковидное, дисковидное или чашевидное тело размером до 10 см. Скелет их состоит из головчатых игл разных размеров. На поверхности губок заметны характерные конические или цилиндрические выросты тела — папиллы, где сосредоточены устья и поры. Иногда папиллы по длине превосходят само тело губки. К этому семейству относится также небольшая губка *морской гриб* (Tentorium semisuberites), по форме тела очень сходная с молодым белым грибком. Не менее интересны так называемые *пробковые губки* (сем. Suberitidae). Скелет их образован относительно мелкими головчатыми иглами, благодаря чему комкообразное тело пробковых губок несколько эластично. Многие из них очень ярко окрашены, часто в красный или оранжевый цвет. Небольшие шарообразные или яйцевидные губки из семейства Tetillidae отличаются тем, что основание их часто окружено густым войлоком из длинных игл, благодаря которым губка прикрепляется к илистому субстрату. На поверхности этих губок имеются низкие

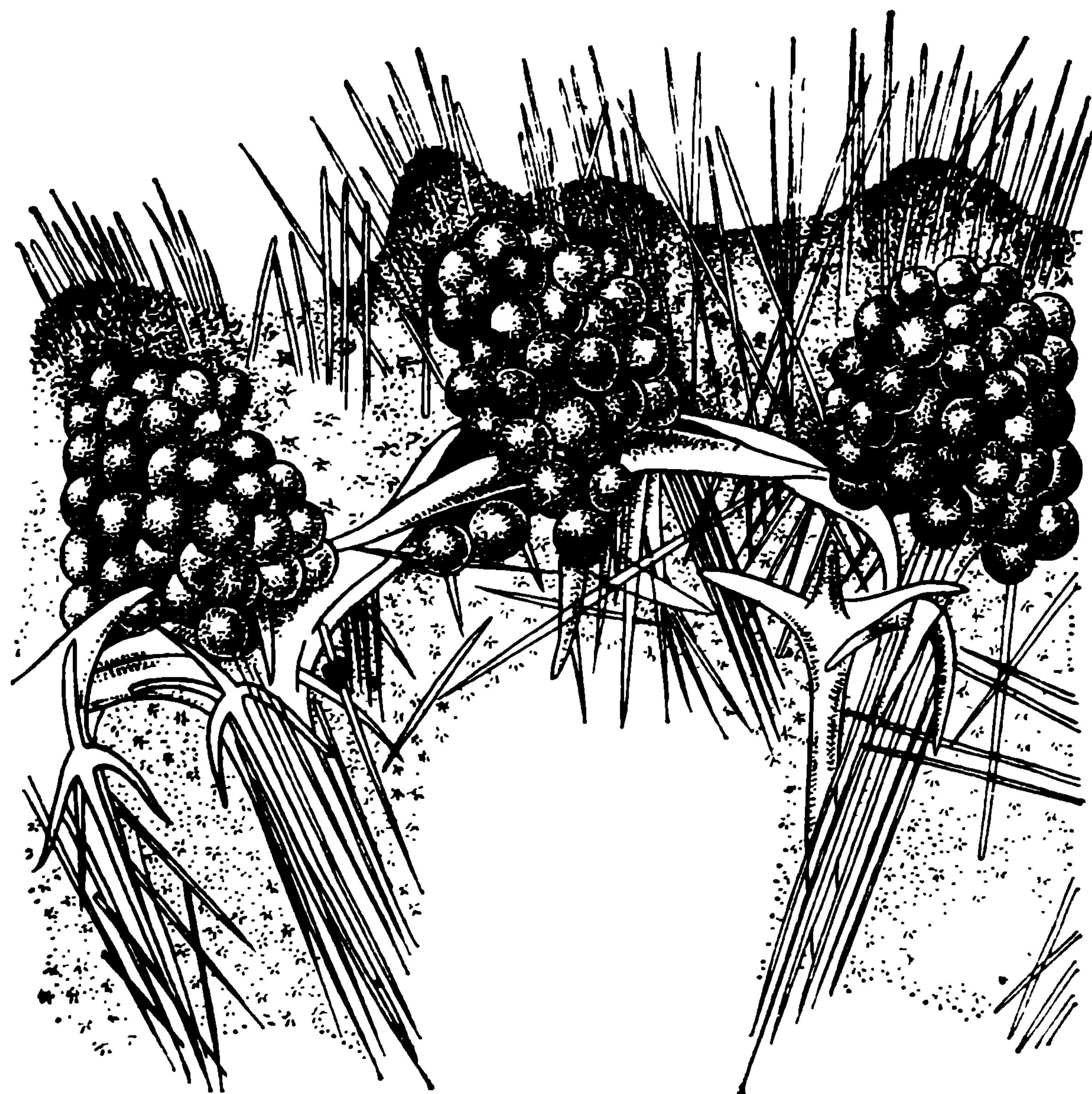


Рис. 125. Строение скелета четырехлучевых губок.
Разрез через поверхностный слой тела геодии (Geodia barretti). Видны радиально расположенные большие иглы и шаровидные микросклеры (стеррастры), образующие корковый слой губки.

выросты — конули, образованные концами радиальных пучков одноосных и четырехлучевых игл. Широко распространенная губка *морской апельсин* (Tethya aurantium), получившая такое название за внешнее сходство с апельсином, обладает шарообразным телом со слегка бугорчатой поверхностью, часто ярко окрашена. Радиальный или спиральный скелет этой губки образован крупными одноосными иглами, а также звездчатыми микросклерами.

Среди четырехлучевых губок булавовидные или стебельчатые формы почти не встречаются. Редкое исключение представляет губка Stylocordyla, имеющая очень характерный внешний вид: небольшое округлое или несколько вытянутое теле ее снабжено длинным прочным стебельком (ножкой), которым губка прикрепляется ко дну. Стебелек образован вертикально и тесно лежащими друг подле друга одноосными иглами. Близки к геодиям губки обширного семейства Stellettidae. Они не имеют жесткого панциря, но их корковый слой отличается большой прочностью, что объясняется участием в его формировании разветвленных концов четырехлучевых игл и крупных звездчатых микросклер.

К отряду четырехлучевых губок относятся также оригинальные *сверлящие губки*, или *клионы* (сем. Clionidae), обладающие способностью проделывать ходы в известковом субстрате, и популярная губка *кубок Нептуна* (Poterion neptuni), обитающая в тропических водах.

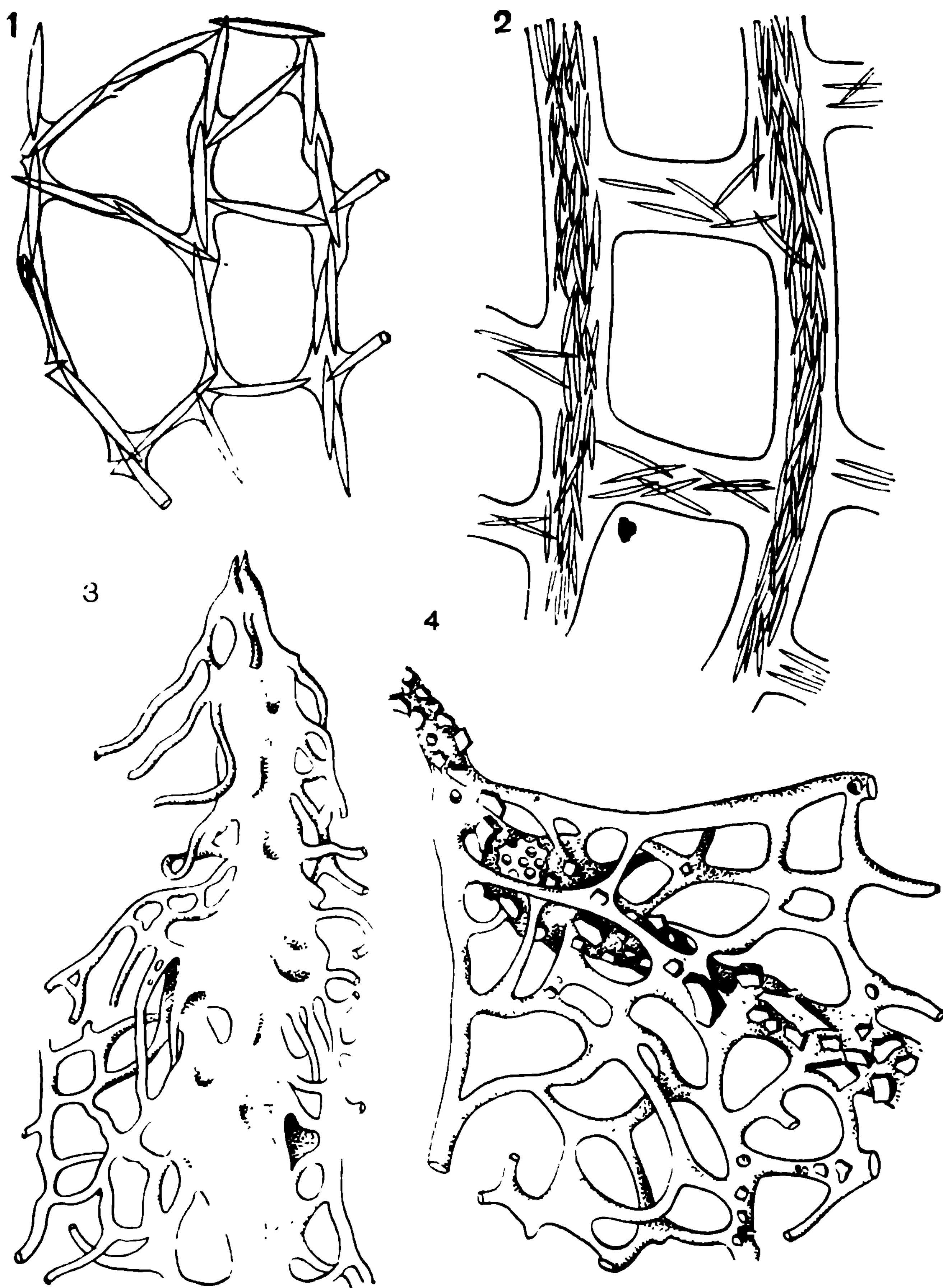


Рис. 126. Строение скелета некоторых кремнероговых губок:
1 — Haliclona gracilis; *2* — Haliclona schmidti; *3* — Spongia officinalis; *4* — Dysidea palescens.

ОТРЯД КРЕМНЕРОГОВЫЕ ГУБКИ (CORNACUSPONGIDA)

Самая многочисленная и разнообразная группа губок, отдельные представители которой приспособились к жизни в пресных водах (цв. табл. 6). Это преимущественно мягкие эластичные формы. Скелет их образован одноосными иглами. Всегда имеется спонгин, которым иглы склеиваются друг с другом, группируясь в пучки, волокна или сетеподобные структуры. Одноосные иглы кремнероговых губок очень различны: они могут быть гладкими или шиповатыми, прямыми, цилиндрическими, веретеновидными, изогнутыми или змеевидно искривленными, головчатыми или булавовидными, с заостренными, тупыми или утолщенными концами. Кроме макросклер в образовании скелета кремнероговых губок принимают участие особые микросклеры в виде маленьких якорьков, сигм, шпилек, дужек и др. В теле губок иглы образуют различного рода сетчатый, сетчато-волокнистый, перистый или диффузный скелет. У настоящих роговых губок иглы совершенно отсутствуют и скелет представлен одними роговыми волокнами, образующими сетчатую или древовидно-разветвленную опору тела. Некоторые роговые губки, однако, используют для построения скелета различные инородные твердые частицы (песчинки, обломки спикул, раковинки одноклеточных и др.), включая их внутрь своих волокон.

Спонгин выделяется особыми клетками — спонгобластами. При развитии роговых волокон последние окружаются футляром из этих клеток, откладывающих на их поверхности концентрические слои спонгина. Таким образом, в отличие от игл, роговые волокна формируются межклеточно. По химическому составу роговое вещество губок близко к шелку и отличается значительным содержанием иода.

Кремнероговые губки — преимущественно колониальные организмы, обладающие исключительной морфологической пластичностью. Характер поверхности, очертание и структура тела очень изменчивы не только в пределах группы, но и у представителей одного и того же вида. Лишь скелет и в особенности иглы, его образующие, дают возможность судить о видовой принадлежности этих губок. Чаще всего тело их имеет подобие корковых или подушковидных обрастаний, неравномерно разросшихся комков, неравномерно утолщенных пластин, различных воронок, трубок, стебельчатых, кустистых и других образований. Невозможно перечислить все многообразие форм, которое наблюдается у кремнероговых губок, настолько пластично их тело (рис. 126).

Наиболее обычны среди комкообразных губок широко распространенные *миксиллы* (сем. Myxillidae), *морской каравай* (сем. Halichondriidae), *настоящие роговые губки* (сем. Spongiidae), некоторые *халиклоны* (сем. Haliclonidae), пресноводные губки *бодяги* (сем. Spongillidae) и др. Стебельчатые и воронковидные формы значительных размеров отмечаются у ряда роговых губок и различных *факелий* (сем. Axinellidae); кустистое тело до 1 м высоты может иметь *байкальская губка* (сем. Lubomirskiidae). Очень своеобразны карликовые формы губок в виде небольших тонких корочек или нежных пленок различного цвета (сем. Hymedesmiidae), встречающихся на поверхности камней, на раковинах моллюсков или на каком-нибудь другом субстрате. Особый интерес представляют *морские ершики* (Asbestopluma, Cladorhiza, Chondrocladia) — губки, имеющие правильную и постоянную форму тела. В основном это небольшие животные, стеблевидное или булавовидное тело которых несет тонкие отростки, придающие ему вид лампового ершика, птичьего пера или зонтика. Великан среди морских ершиков — гигантская хондрокладия (Chondrocladia gigantea), достигающая 40 см в высоту.

НАДРАЗДЕЛ ЭУМЕТАЗОИ

(EUMETAZOA)

РАЗДЕЛ ЛУЧИСТЫЕ

(RADIATA)

Многоклеточные разделены на три неравные группы. К одной из них — Phagocytellozoa — относится тип *пластинчатых животных*, к другой — Parazoa — тип *губок*, к третьей — все остальные животные, получившие общее название *настоящих многоклеточных* (Eumetazoa). К надразделу настоящих многоклеточных относят *радиальных* (Radiata) и *двусторонне-симметричных* (Bilateria). Раздел радиальных включает типы: *Кишечнополостные* (Coelenterata) и *Гребневики* (Ctenophora).

Надраздел Eumetazoa распадается на два раздела — Лучистые, или Двуслойные (Radiata-Diploblastica) и Билатеральные, или Трехслойные (Bilateria-Triploblastica).

К лучистым относятся два типа: Кишечнополостные, или Книдарии (Coelenterata-Chidaria), и Гребневики (Ctenophora). Подавляющее большинство лучистых — обитатели моря, лишь единичные виды перешли к пресноводному образу жизни.

Двумя основными признаками, определяющими принадлежность к лучистым, являются радиальная симметрия и двуслойность.

В теле лучистых существует одна главная ось симметрии, вокруг которой в радиальном порядке располагаются органы животного. От числа повторяющихся органов зависит порядок симметрии. Так, если вокруг продольной оси располагаются четыре одинаковых комплекса органов, то это четырехлучевая симметрия, если таких комплексов шесть, то это шестилучевая симметрия и т. д. Через тело лучистого животного можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8 и более), т. е. плоскостей, которыми тело делится на две половины, зеркально отображающие одна другую. Этим лучистые резко отличаются от билатеральных животных (Bilateria), у которых всего одна плоскость симметрии, которая делит тело на правую и левую половины.

Лучистые — двуслойные животные (Diploblastica). Это означает, что в индивидуальном развитии (*онтогенезе*) тело их формируется только за счет двух зародышевых листков — *эктодермы* и *энтодермы*. В строении взрослых радиат двуслойность тоже хорошо выражена.

Надраздел Parazoa среди современных животных включает лишь один тип — Губки (Spongia, или Porifera). Представители этого надраздела характеризуются целым рядом крайне примитивных черт строения и физиологии. У них отсутствуют дифференцированные ткани, хотя в теле присутствуют весьма разнообразные клетки, выполняющие различные функции. Ясно выраженная симметрия отсутствует; нервная система не выражена; во взрослом состоянии совершенно неподвижны. Подавляющее большинство видов — обитатели морей и океанов.

Надраздел настоящих многоклеточных животных — Eumetazoa составляет основную массу видов животных, обитающих в настоящее время на планете Земля. Сюда относятся много типов животных, обладающих различной сложностью организации. При всем многообразии их строения всем им свойственны некоторые основные фундаментальные черты: все Eumetazoa обладают дифференцированными тканями, у них имеется нервная система и отчетливо выраженная индивидуальность отдельных особей.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA), ИЛИ СТРЕКАЮЩИЕ (CNIDARIA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Кишечнополостные — самые древние и низкоорганизованные организмы из настоящих многоклеточных животных. Тело кишечнополостных состоит из двух слоев клеток — эктодермы и энтодермы, между которыми имеется более или менее развитый неклеточный слой — м е з о г л е я. В наиболее простых случаях тело этих животных имеет вид мешка, в полости которого, выстланной энтодермой, переваривается пища. Полость эта носит название к и ш е ч н о й или г а с т р а л ь н о й; отсюда и первое название типа — кишечнополостные. Второе название — с т р е к а ю щ и е — связано с находящимися в эктодермальном слое стрекательными клетками — к н и д а м и, присущими только кишечнополостным (цв. табл. 10). Все кишечнополостные, за исключением немногих видов,— морские организмы. Самые маленькие из них (например, полипы на колониях гидроидов) едва достигают 1 мм, наиболее крупные, такие, как медуза *цианея* (Cyanea capillata), имеют зонтик до 2 м в диаметре, а ее щупальца растягиваются до 30 м. Тело стрекающих построено по типу радиально-осевой симметрии.

Несмотря на простоту организации, внешне кишечнополостные очень разнообразны (рис. 127). Это зависит от двух причин. Первая причина заключается в способности кишечнополостных образовывать колонии. Как правило, отдельная особь колонии очень невелика, и потому в первую очередь внимание невольно обращается на всю колонию в целом. Одни колонии имеют вид кустиков или маленьких деревьев. Другие похожи на ершик, третьи напоминают фантастические птичьи перья. Кроме таких нежных гибких колоний, есть колонии массивные с мощным известковым скелетом. Они имеют то форму шара, то кубка, то гриба, то колючей елочки. Наконец, встречаются нежные плавающие колонии.

Вторая причина разнообразия внешнего вида кишечнополостных зависит от того, что у этого типа животных отдельная особь имеет форму либо полипа, либо медузы. Тело полипа обычно цилиндрическое, на верхнем его конце расположен рот, окруженный щупальцами. Полипы — малоподвижные или даже прикрепленные животные, часто они образуют колонии. Медузы — одиночные плавающие, подвижные организмы. Их тело имеет форму зонтика со щупальцами по краям. Плавают медузы ртом вниз (рис. 128). Наличие у кишечнополостных двух состояний — полипоидного и медузоидного, — способность этих животных образовывать колонии разнообразной формы, а также присущая им яркая окраска делают кишечнополостных очень многообразной группой животных, несмотря на то что их внутреннее строение имеет единый, общий план и устроены они довольно просто. Многим кишечнополостным свойственно сильное развитие скелета, играющего роль опорной системы. В сочетании со стрекательными клетками скелет представляет собой надежную защиту от врагов. По-видимому, это способствовало тому, что кишечнополостные смогли существовать на протяжении многих геологических периодов и сохранились до наших дней. За длительную историю развития этот тип животных сумел очень хорошо приспособиться к самым различным условиям обитания. Они заселили весь океан, от поверхности до предельных глубин, проникли в солоноватые и даже пресные воды. Почти повсеместно они играют очень важную роль в образовании сообществ морских животных и растений — биоценозов моря.

Чтобы читатель легче мог разобраться в систематическом положении отдельных видов кишечнополостных и получить более полное представление о составе этой группы животных, приводим краткую систему типа[1].

Тип **Кишечнополостные** (Coelenterata), или **Стрекающие** (Cnidaria)

Класс **Гидроидные** (Hydrozoa)

Отдельная особь имеет форму либо полипа, либо медузы. Кишечная полость полипов лишена радиальных перегородок. Половые железы развиваются в эктодерме. Около 4000 видов обитает в море, но имеется несколько пресноводных форм.

---

[1] Приведенная здесь система кишечнополостных не единственная. Существуют и другие ее варианты.

Подкласс **Гидроиды** (Hydroidea)

Колонии донные, приросшие. У некоторых неколониальных видов полипы способны плавать у поверхности воды. В пределах каждого вида все особи медузоидного строения одинаковы.

Отряд **Лептолиды** (Leptolida)

Имеются полипоидные и медузоидные особи (цв. табл. 11—16). Колонии одеты хитиновым скелетом. У одних представителей отряда (Thecaphora) вокруг полипов образуется защитная чашечка — гидротека, другие (Athecata) такой чашечки лишены. Преимущественно морские, очень редко пресноводные организмы.

Отряд **Гидрокораллы** (Hydrocorallia)

Ствол и ветви колонии известковые, часто окрашены в красивый желтоватый, розовый или красный цвет (цв. табл. 14, 17). Медузоидные особи недоразвиты и погружены в глубь скелета. Исключительно морские организмы. Некоторые ученые не считают гидрокораллы самостоятельным отрядом и относят их к Athecata.

Отряд **Хондрофоры** (Chondrophora), или **Велеллы** (Velellina)

Колония состоит из крупного плавающего полипа и прикрепленных к нему полиморфных особей, часть которых выпочковывает медуз, отрывающихся от колонии. Исключительно морские животные (цв. табл. 18).

Отряд **Трахилиды** (Trachylida)

Исключительно морские гидроидные, имеющие форму медузы, полипов нет.

Отряд **Гидры** (Hydrida)

Одиночные пресноводные полипы, медуз не образуют.

Подкласс **Сифонофоры** (Siphonophora)

Плавающие колонии, в состав которых входят разнообразно устроенные особи полипоидного и медузоидного происхождения. Обитают исключительно в морях.

Класс **Сцифоидные** (Scyphozoa)

Отдельная особь имеет вид либо маленького полипа, либо крупной медузы, либо животное несет признаки обоих поколений. Около 200 видов. Исключительно морские организмы (цв. табл. 19,20).

Отряд **Корономедузы** (Coronata)

Преимущественно глубоководные медузы, зонтик которых разделен перетяжкой на центральный диск и корону. Крупные щупальца сидят на особых студенистых выростах края зонтика (цв. табл. 21).

Отряд **Дискомедузы** (Semeostomea)

Зонтик медуз сплошной, дисковидно сплющенный и обычно несет по краю многочисленные щупальца. Имеются радиальные каналы, углы рта вытянуты в длинные лопасти (цв. табл. 19). Полипы лишены защитной трубочки.

Отряд **Корнеротые медузы** (Rhizostomea)

Зонтик сплошной с радиальными каналами, щупалец нет. Ротовые лопасти сильно разветвлены и образуют сеть, служащую для захвата добычи. Полипы без защитной трубочки.

Отряд **Кубомедузы** (Cubomedusae)

Зонтик медузы сплошной, но лишен радиальных каналов, функцию которых выполняют далеко выдающиеся карманы желудка. Полип отпочковывает множество дочерних особей, каждая из которых целиком превращается в медузу. Некоторые авторы рассматривают кубомедуз как самостоятельный класс Cubozoa.

Отряд **Ставромедузы** (Stauromedusae)

Своеобразные донные организмы, сочетающие в строении признаки медузы и полипа (цв. табл. 20).

Класс **Коралловые полипы** (Anthozoa)

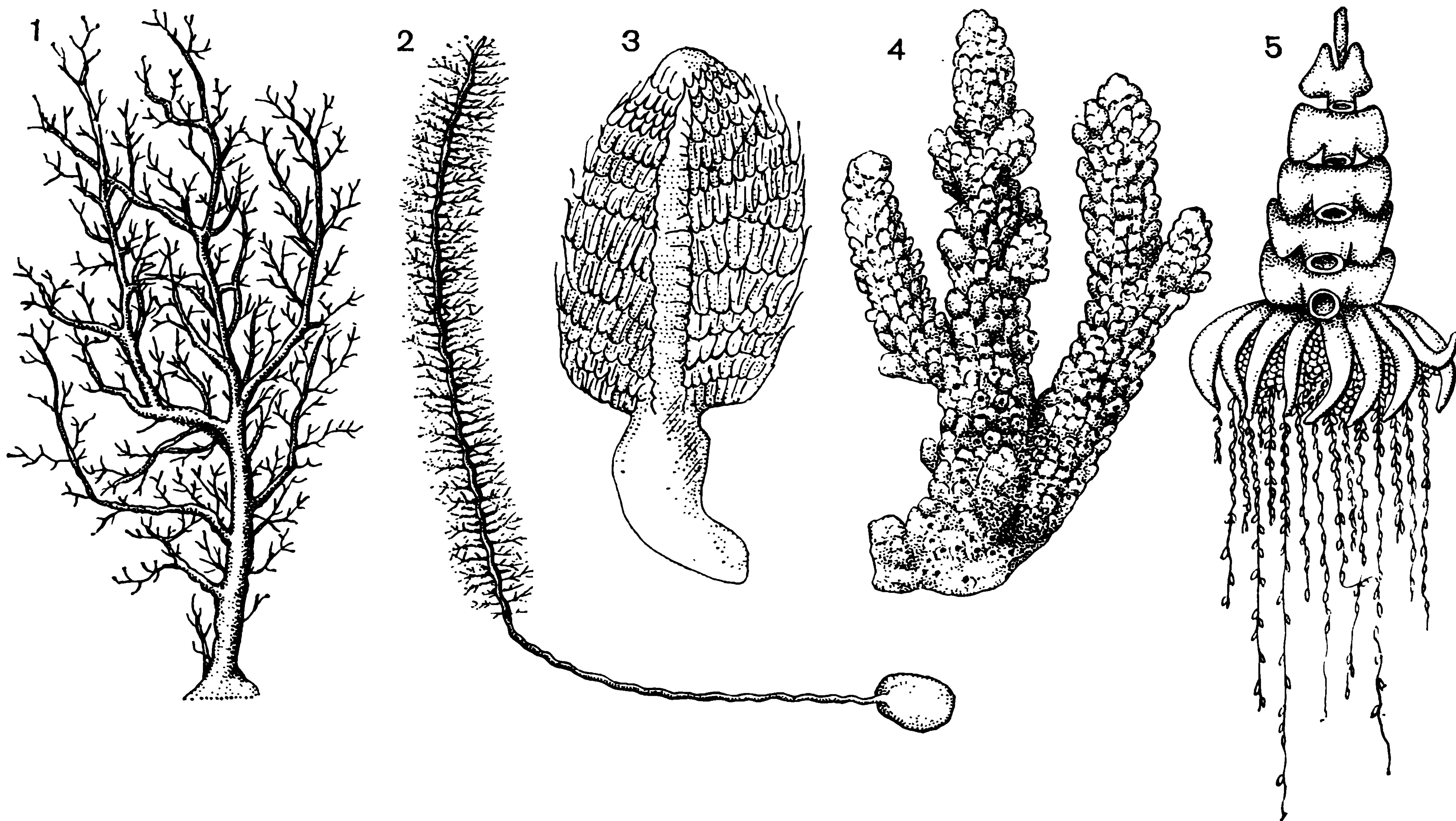
Колониальные или одиночные исключительно морские организмы (цв. табл. 22—39). Имеется только полипоидное поколение, медузы не образуются. Кишечная полость поделена на камеры радиальными перегородками (септами). Щупальца полые. Половые продукты развиваются в энтодерме. Около 5000 видов.

Подкласс **Восьмилучевые кораллы** (Octocorallia)

Формы колониальные, как правило, приросшие к грунту. Полип имеет восемь щупалец с боковыми выростами;

Рис. 127. Внешний вид колоний кишечнополостных.

Слева направо — гидроид еудендриум (Eudendrium); гидроид туярия (Thuiaria); морское перо пеннатула (Pennatula); коралл акропора (Acropora); сифонофора Physophora.



таким же числом перегородок поделена кишечная полость. Скелет всегда внутренний, залегает в мезоглее (цв. табл. 22, 24—27).

Отряд **Альционарии** (Alcyonacea)

По большей части мягкие кораллы, скелет из известковых игл, осевой скелет отсутствует.

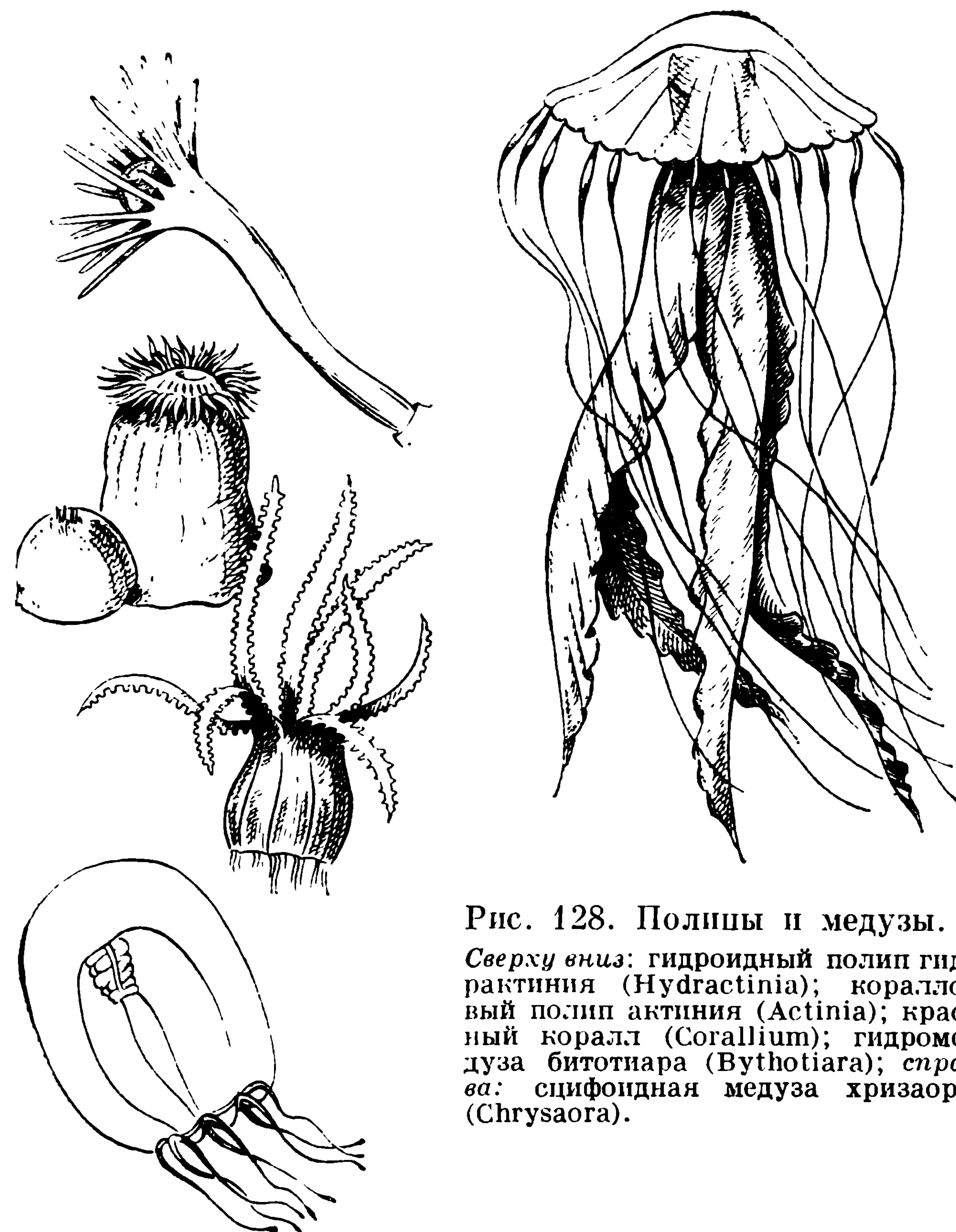
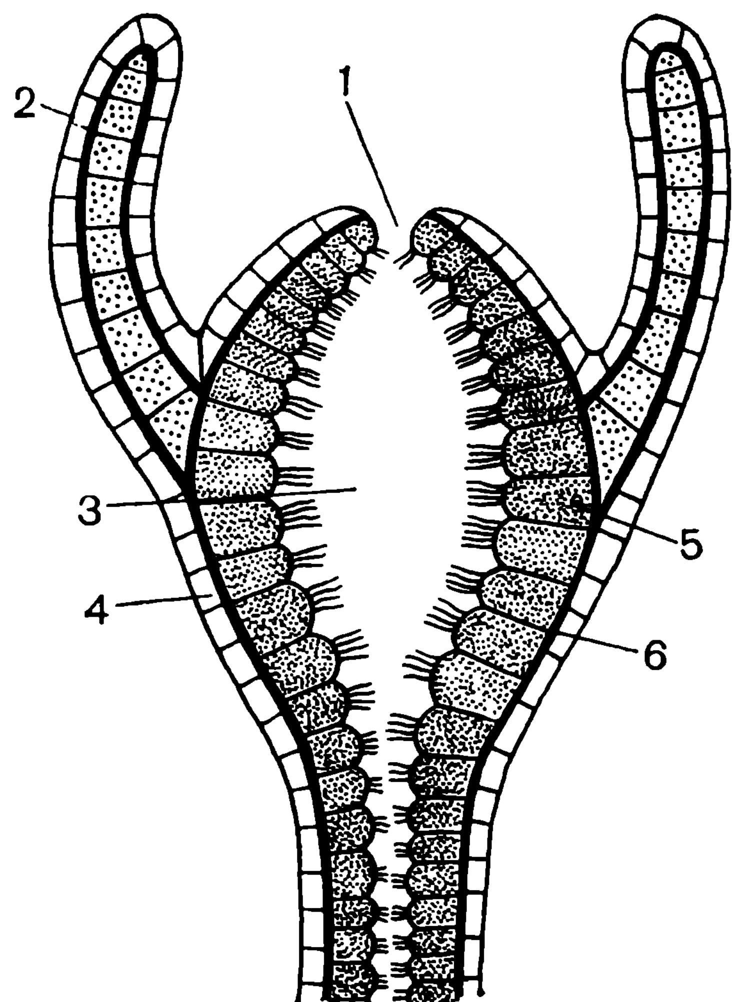


Рис. 128. Полипы и медузы.

Сверху вниз: гидроидный полип гидрактиния (Hydractinia); коралловый полип актиния (Actinia); красный коралл (Corallium); гидромедуза битотиара (Bythotiara); *справа*: сцифоидная медуза хризаора (Chrysaora).

Рис. 129. Схема продольного разреза гидроидного полипа:

1 — ротовое отверстие; *2* — щупальце; *3* — гастральная полость; *4* — эктодерма; *5* — энтодерма; *6* — мезоглея.



Отряд **Роговые кораллы** (Gorgonacea)

Древовидные и бичевидные колонии. Скелет из известковых игл и осевого стержня.

Отряд **Морские перья** (Pennatulacea)

Неветвящиеся колонии, нередко похожие на птичье перо и состоящие из длинного первичного полипа и отходящих от него одиночных или слившихся основаниями вторичных полипов. Скелет из игл и осевого стержня. Основание колонии внедряется в грунт. Некоторые виды способны передвигаться.

Отряд **Солнечные кораллы** (Helioporacea)

Массивные или стелющиеся колонии со сплошным известковым скелетом. Всего два вида.

Подкласс **Шестилучевые кораллы** (Hexacorallia)

Формы колониальные и одиночные. Щупальца без боковых выростов, их число обычно равно или кратно шести. Таким же числом радиальных перегородок поделена на камеры кишечная полость.

Отряд **Актинии** (Actiniaria)

Одиночные, способные передвигаться бесскелетные полипы, живущие на морском дне (имеется небольшое число роющих видов, цв. табл. 28—30).

Отряд **Мадрепоровые кораллы** (Madreporaria, или Scleractinia)

Преимущественно колониальные, реже одиночные (но неподвижные) кораллы с мощным наружным известковым скелетом.

Отряд **Корковые кораллы** (Zoantharia)

Колониальные или одиночные неподвижные формы. Колонии стелющиеся. Скелет из чужеродных частиц.

Отряд **Антипатарии** (Antipatharia)

Колониальные кораллы с осевым скелетом из рогоподобного вещества, поверхность колонии покрыта мелкими шипиками.

Отряд **Цериантарии** (Ceriantharia)

Одиночные бесскелетные полипы, живущие в илистом грунте, строят трубки из ила, скрепляя его слизистыми выделениями. Полип способен передвигаться внутри трубки.

СТРОЕНИЕ ПОЛИПОВ

Гидроидные (Hydrozoa). Тело гидроидного полипа цилиндрической или яйцевидной формы, в своей нижней части обычно снабжено ножкой, которой одиночные полипы прикрепляются к грунту, водным растениям, раковинам моллюсков, т. е. вообще к каким-либо подводным предметам. У колониальных форм ножка соединяет полипа с колонией. На верхнем конце тела полипа помещается ротовое отверстие, окруженное щупальцами. Щупальца могут располагаться правильными венчиками или без строгого порядка. Число щупалец различно у разных видов. У гигантского одиночного гидроидного полипа *бранхиоцериантуса* (Branchiocerianthus imperator), достигающего 1 м в высоту, насчитывается до 380 щупалец, а у маленького *монобрахиума* (Monobrachium parasiticum) — всего одно. Чаще же каждый полип снабжен 10—30 щупальцами, которые могут быть или простыми, или снабженными на конце булавовидным утолщением. У одного вида (Cladocoryne) щупальца даже ветвятся. Существуют также полипы, лишенные щупалец. К ним относится пресноводная *микрогидра* (Microhydra). Щупальцами полипы захватывают пи-

щу, а такие одиночные полипы, как пресноводная гидра, пользуются ими при передвижении.

Внутреннее строение гидроидного полипа очень простое (рис. 129). Он имеет вид двуслойного мешка. Снаружи полип покрыт слоем клеток эктодермы, а его кишечная полость выстлана энтодермой. Между слоями эктодермы и энтодермы у гидроидных полипов расположен тонкий слой неклеточного вещества — мезоглеи. Эктодерма образована особыми эпителиально-мускульными клетками. Тело такой клетки имеет вид многогранной призмочки, клетки расположены тесно, как пчелиные соты (рис. 130). Призматическая часть выполняет покровную функцию. На своем внутреннем конце эпителиальные клетки имеют длинный вырост, тянущийся вверх и вниз вдоль тела полипа. Внутри отростка проходит тонкое мускульное волокно. Такие же сократительные отростки отходят и от клеток энтодермы, но они расположены перпендикулярно к отросткам эктодермальных клеток. Совокупность мускульных волокон многих эктодермальных и энтодермальных клеток дает возможность полипу и его щупальцам вытягиваться и сокращаться.

Между эпителиально-мускульными клетками располагаются стрекательные клетки. В эктодерме есть и особые нервные клетки, снабженные длинными тонкими отростками, образующими в своей совокупности сетевидное нервное сплетение, несколько более плотное на концах щупалец и вокруг рта. У полипов, способных размножаться половым путем (например, у гидры), в эктодерме развиваются также половые клетки. Обычно они скапливаются в нижней или средней части тела и называются половыми железами, или гонадами. Наконец, здесь же в эпителии имеются недифференцированные резервные клетки (промежуточные или интерстициальные), из которых развиваются эпителиально-мускульные, стрекательные, нервные и половые клетки гидроидных. Эктодерма многих видов полипов выделяет снаружи тонкую оболочку — теку, состоящую из хитина (цв. табл. 12). Эта оболочка выполняет у гидроидных полипов роль наружного скелета, служащего опорой и защитой. У некоторых видов тека образует вокруг полипов чашечку — гидротеку, в которую они втягиваются в случае опасности.

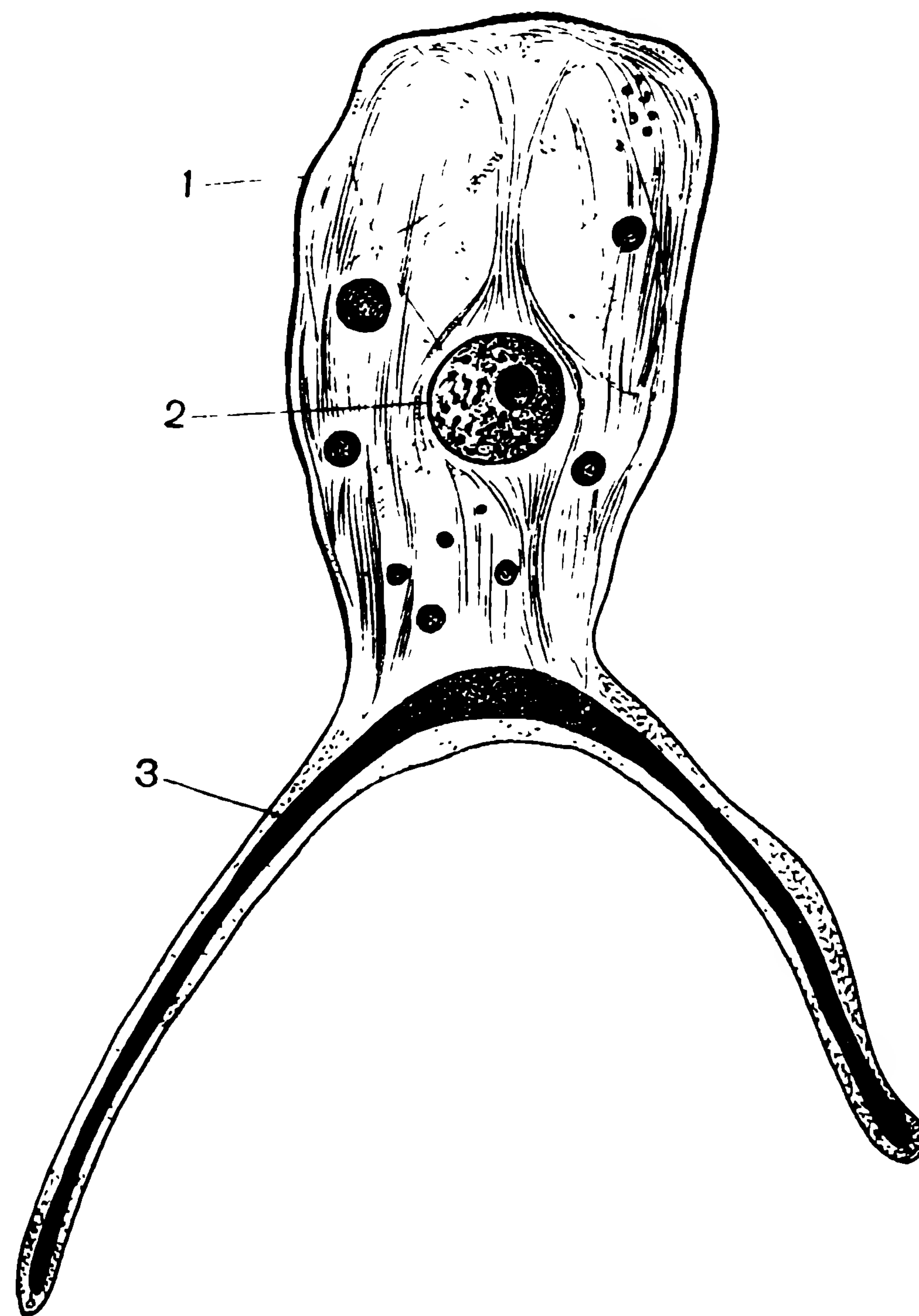


Рис. 130. Эпителиально-мускульная клетка:
1 — покровная часть клетки; 2 — ядро; 3 — мускульное волокно.

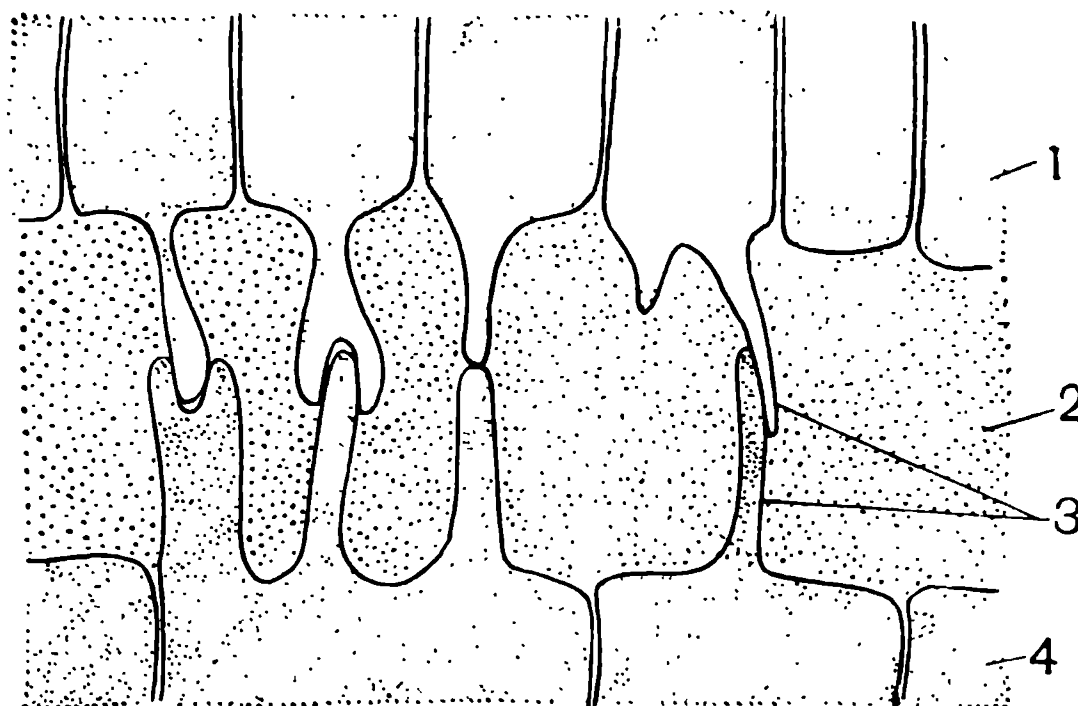


Рис. 131. Клеточные контакты экто- и энтодермы у гидры:
1 — клетки эктодермы; 2 — мезоглея; 3 — соединения цитоплазматических выростов клеток; 4 — клетки энтодермы.

Энтодерма состоит из железистых и эпителиально-мускульных клеток. Железистые клетки вырабатывают пищеварительный сок (ферменты), способствующий перевариванию пищи. Мелкие животные, попавшие в гастральную полость полипа, под влиянием пищеварительных соков перевариваются, распадаются на части. Клетки энтодермы имеют по 2—5 тонких жгутиков, которые все время извиваются и перемешивают содержимое гастральной полости. Частицы пищи, оказавшиеся при этом вблизи стенок гастральной полости, захватываются псевдоподиями, образующимися на поверхности эпителиально-мускульных клеток. Дальнейшее пищеварение идет уже внутри клетки, подобно тому как это происходит у одноклеточных животных. Долгое время было непонятно, каким путем продукты пищеварения передаются клеткам эктодермы, отделенным от энтодермы тонким, но плотным слоем мезоглеи (базальной мембраной). Сейчас считают, что это про-

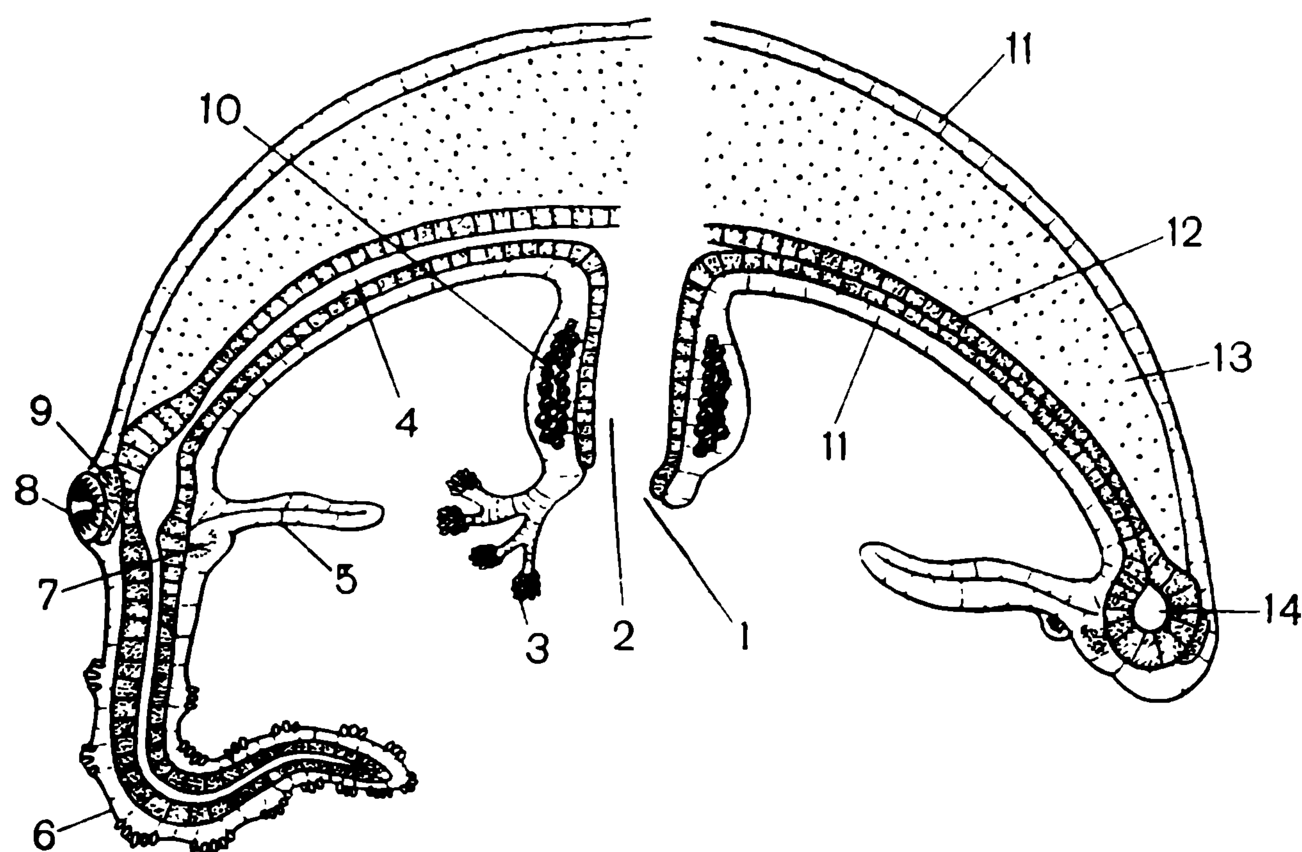


Рис. 132. Схема продольного разреза гидроидной медузы.

Слева — разрез в плоскости радиального канала: *1* — ротовое отверстие; *2* — желудок; *3* — ротовые щупальца; *4* — радиальный канал; *5* — парус; *6* — краевое щупальце; *7* — двигательное нервное кольцо; *8* — глазок; *9* — чувствительное нервное кольцо; *10* — половая железа; *справа* — разрез между радиальными каналами: *11* — эктодерма; *12* — энтодерма; *13* — мезоглея; *14* — кольцевой канал.

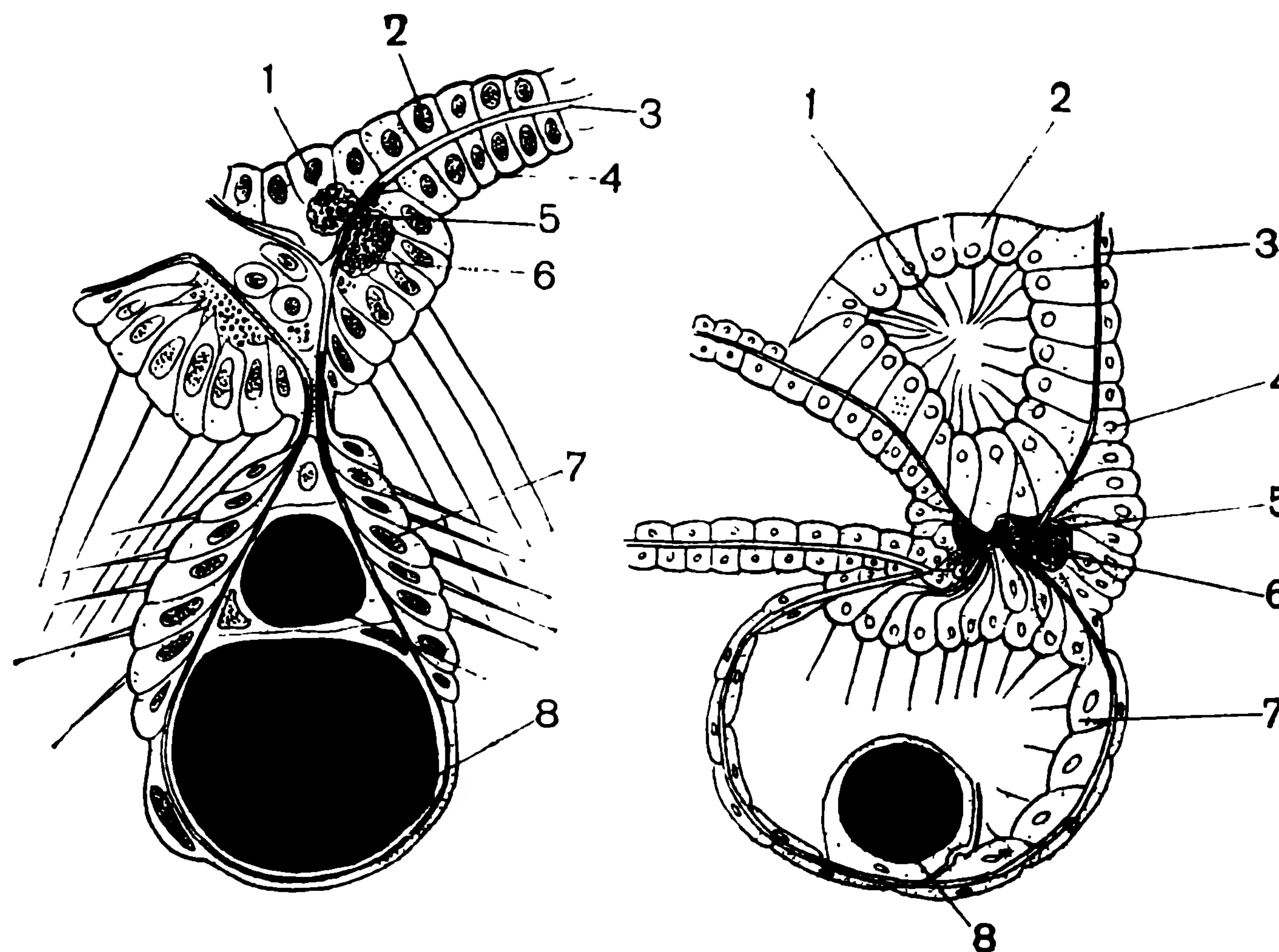


Рис. 133. Органы равновесия гидроидных медуз.

Слева — статоцист медузы отряда трахилид; *справа* — статоцист медузы отряда лептолид; *1* — перерезанный кольцевой канал; *2* — энтодерма; *3* — мезоглея; *4* — эктодерма; *5*, *6* — перерезанные участки нервного кольца; *7* — чувствительные клетки с чувствительными волосками; *8* — статолиты.

исходит через непосредственные контакты клеток энтодермы и эктодермы, выросты которых пересекают базальную мембрану, плотно соприкасаясь между собой (рис. 131). В колониях гастральные полости отдельных полипов сообщаются друг с другом, образуя единую полость колонии. В энтодерме имеются и нервные клетки, но их меньше, чем в эктодерме.

Гораздо сложнее устроены гидроидные медузы (цв. табл. 15, 16). Внешне гидромедуза имеет вид прозрачного диска, зонтика или колокола. Встречаются и причудливые формы медуз с кольцевыми перетяжками посередине тела или медузы почти шарообразной формы. От внутреннего центра зонтика свешивается ротовой хоботок со ртом на конце. Края рта могут быть гладкими или снабженными четырьмя более или менее бахромчатыми ротовыми лопастями. У некоторых гидромедуз по краям рта сидят маленькие булавовидные ротовые щупальца. Рот ведет в ж е л у д о к, занимающий всю полость ротового хоботка, от желудка к периферии зонтика отходят четыре (изредка больше) р а д и а л ь н ы х к а н а л а. На краю зонтика они впадают в кольцевой канал. Совокупность желудка и каналов носит название г а с т р о в а с к у л я р н о й системы. По краю зонтика гидромедуз располагаются щупальца и органы чувств. Щупальца служат для осязания и ловли добычи, они густо усажены стрекательными клетками. Часть щупалец может быть видоизменена в особые чувствительные органы. Так, у одной группы гидромедуз (*трахилид*) щупальца видоизменяются в органы равновесия. Такое щупальце сильно укорочено и сидит как бы на тонком стебельке. На его конце помещается известковое зернышко — с т а т о л и т (орган равновесия). Снаружи щупальце окружено длинными чувствительными волосками (рис. 133). Когда тело медузы наклоняется, щупальце под действием силы тяжести остается висеть отвесно и при этом касается чувствительных волосков, которые передают раздражение через нервную систему к эпителиально-мускульным клеткам, что вызывает сокращение их мускульных волокон. Существует предположение, что органы равновесия (статоцисты) служат главным образом для того, чтобы мускулатура работала ритмично.

Движение медузы осуществляется благодаря сокращению мускульных волокон на краю зонтика. Выталкивая воду из полости зонтика, медуза получает реактивный толчок и движется верхней стороной зонтика вперед. Усиление реактивной способности достигается благодаря наличию на внутренней стороне зонтика кольцевидного выроста, называемого п а р у с о м, который сужает выход из полости зонтика. Каждое сокращение кольцевых мускульных волокон вызывает колебания статоцистов, которые раздражают при этом клетки нервной системы и вызывают новое сокращение. У медуз с вырезанными статоцистами регулярность сокращений зонтика резко нарушается, а их частота уменьшается. У *гидромедуз* из группы *лептолид* статоцисты отсутствуют или устроены в виде пузырька, внутри которого находятся один или несколько статолитов, а стенки покрыты чувствительными клетками (рис. 133). Статолиты лептолид не имеют ничего общего с щупальцами, но несут ту же функцию, что и статоцисты трахилид.

Некоторые гидромедузы обладают светочувствительными органами — глазками, которые всегда расположены на основании щупалец и хорошо заметны благодаря темной окраске. Глазок состоит из двух родов клеток — светочувствительных и пигментных, т. е. несущих в себе красящее вещество. Благодаря наличию пигментных клеток свет падает на чувствительные клетки только с одной стороны. Световое раздражение чувствительные клетки передают нервной системе. Глазки имеют вид пятен или ямок. В наиболее сложно устроенных глазках полость ямки заполнена прозрачным веществом, выполняющим роль хрусталика (рис. 134).

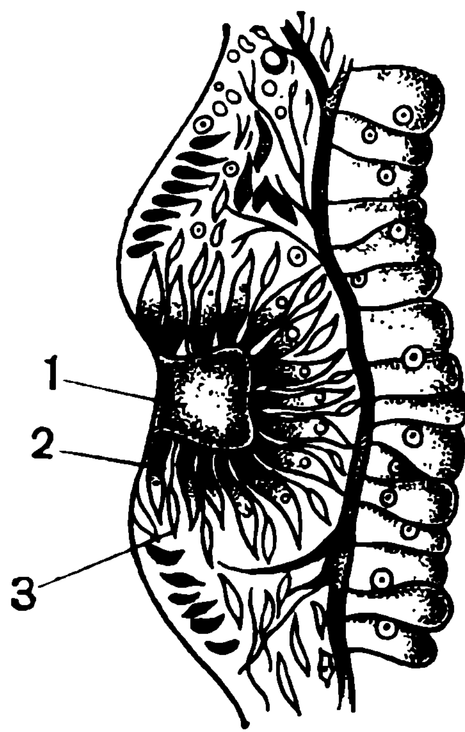


Рис. 134. Глазок гидроидной медузы корине:

1 — хрусталик; 2 — пигментные клетки; 3 — светочувствительные клетки.

В связи со свободноподвижным образом жизни гидромедуз их нервная система развита несравненно выше, чем у гидрополипов. Хотя сплетение имеет также вид сети, но на краю зонтика нервные клетки скапливаются очень густо и образуют два кольца. Одно из них (наружное) чувствительное, другое (внутреннее) двигательное. Чувствительное кольцо проходит вблизи статоцистов, глазков и оснований щупалец и воспринимает полученные от них раздражения. Двигательное кольцо лежит в основании паруса, где сосредоточено большое количество кольцевых мускульных волоконец, которые иннервируются от двигательного нервного кольца.

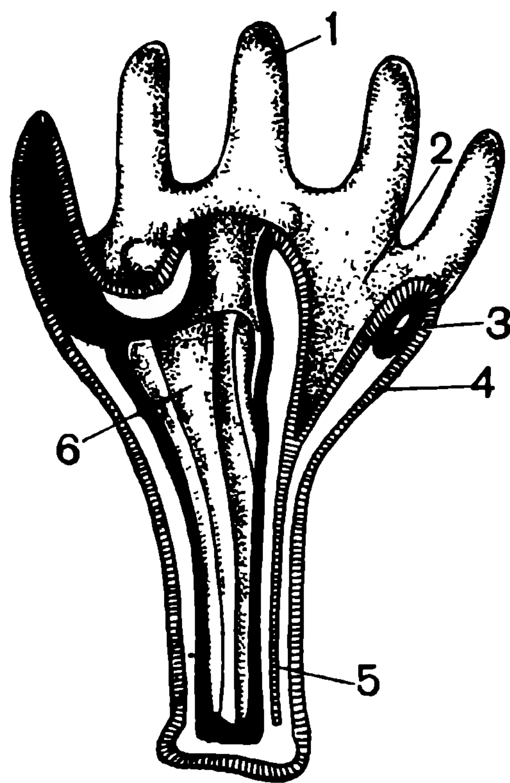


Рис. 135. Схема строения сцифистомы:

1 — щупальце; 2 — воронка; 3 — отверстие в септе; 4 — чашечка; 5 — мускульный тяж; 6 — септа. Эктодерма на рисунке заштрихована, энтодерма зачернена.

Медузы раздельнополы, их половые железы располагаются либо в эктодерме ротового хоботка, либо в эктодерме зонтика под радиальными каналами. Здесь они ближе всего к питательным веществам, необходимым для развития половых продуктов. Строение клеток эктодермы и энтодермы медуз такое же, как и у полипов, зато мезоглея развита несравненно сильнее. Она богата водой и имеет студенистый характер, благодаря чему гидромедузы очень прозрачны, многих, даже довольно крупных, медуз трудно увидеть в воде. Особенно сильно развита мезоглея в зонтике.

Общая характеристика, данная выше, относится только к подклассу гидроидов (Hydroidea), но в класс *гидроидных* (Hydrozoa) входит также подкласс *сифонофор* (Siphonophora). Сифонофоры живут только в море. Это колонии, целиком перешедшие к пелагическому существованию. Сифонофорам в наибольшей степени свойственно явление полиморфизма. В состав их колоний входят особи, имеющие разное строение и назначение. Одни выполняют функцию движения, другие — питания, третьи — выделения, четвертые — размножения, пятые — защиты.

Сцифоидные (Scyphozoa). Полипы, относящиеся к этому классу, очень мелкие, всего несколько миллиметров высотой. Как правило, они не образуют колоний и в большинстве случаев лишены скелетной оболочки. Тело сцифоидного полипа (сцифистома) подразделяется на чашечку и ножку. В верхней части тела, по краю чашечки, сцифистома снабжена венчиком щупалец, между которыми на ротовом конце помещается четырехугольное ротовое отверстие. Гастральная полость сцифистомы разделена четырьмя неполными внутренними перегородками (септы, тениоли) на центральную часть и четыре периферические камеры (рис. 135). В верхней части септы несут по небольшому отверстию, через которое соседние камеры сообщаются между собой. Внутрь каждой септы со стороны ротового конуса вдается коническая полость — воронка. Со дна воронки вниз тянется мускульный тяж. Строение эктодермы и энтодермы сцифистомы в общих чертах напоминает таковое гидроидных полипов.

Внешне сцифоидные медузы имеют значительное сходство с гидроидными, но значительно превышают их по размерам. Форма колокола, его расцветка и бахромчатые края, ротовые лопасти и многочисленные щупальца сцифоидных медуз делают их едва ли не самыми красивыми организмами, обитающими в море (цв. табл. 19, 20). Тело сцифомедузы имеет форму диска, зонтика или колокола (рис. 136). В центре нижней стороны расположено ротовое отверстие, окруженное четырьмя ротовыми лопастями. В промежутках между ротовыми лопастями у многих сцифомедуз имеются впячивания, так называемые субгенитальные ямки. Они расположены под половыми железами и служат, повидимому, для того, чтобы облегчить доступ кислорода к развивающимся половым продуктам.

Край зонтика сцифомедузы имеет розетковидную форму, так как расчленен на 8 или 16 краевых лопастей, к их нижней стороне прикрепляются щупальца, а между ними находятся ропалии — маленькие, видоизмененные щупальца, несущие органы чувств — глазки и статоцисты. Число щупалец у разных групп сцифомедуз различно и колеблется от четырех до нескольких сотен. У *корнеротых медуз* щупальца отсутствуют.

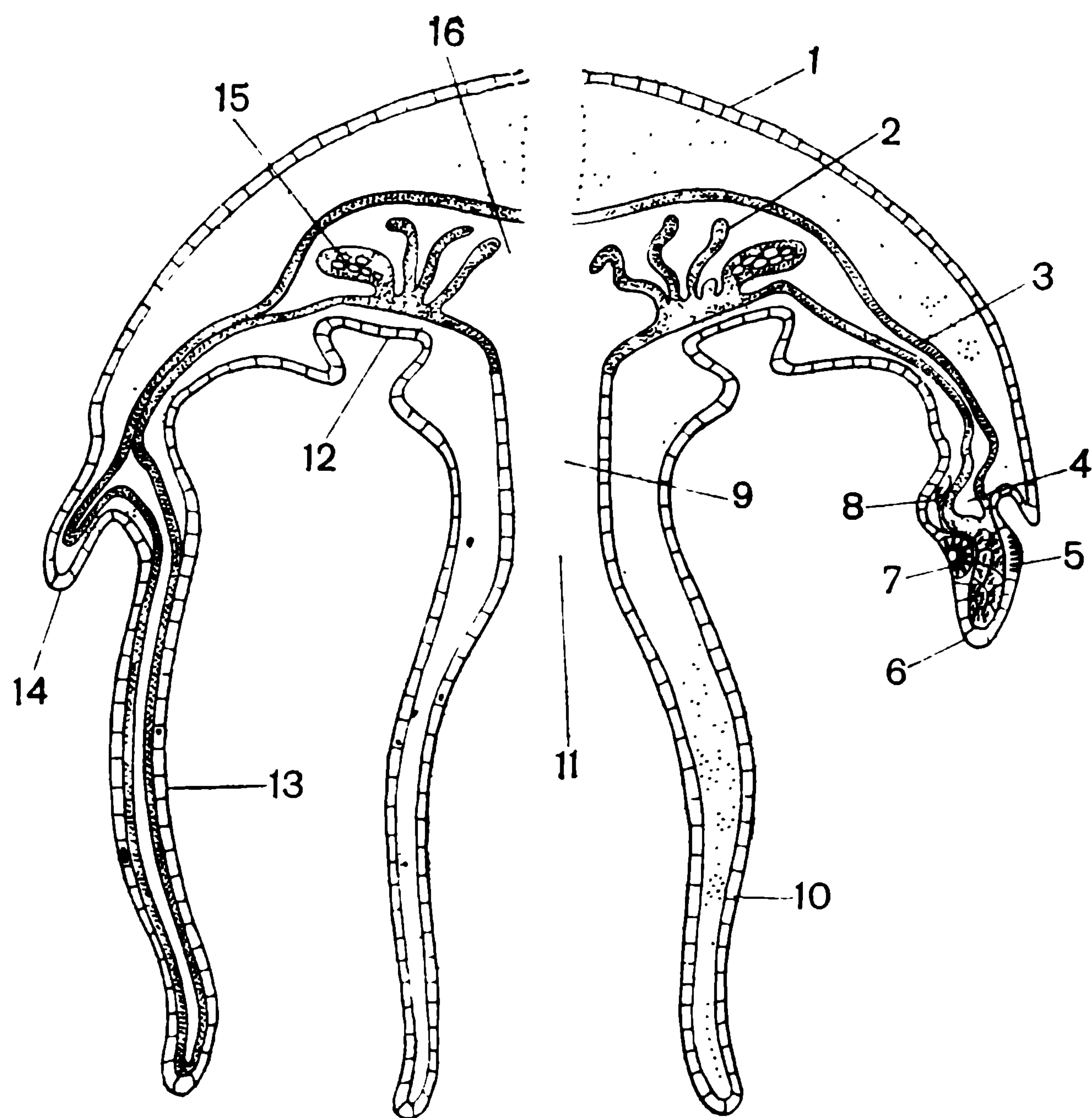
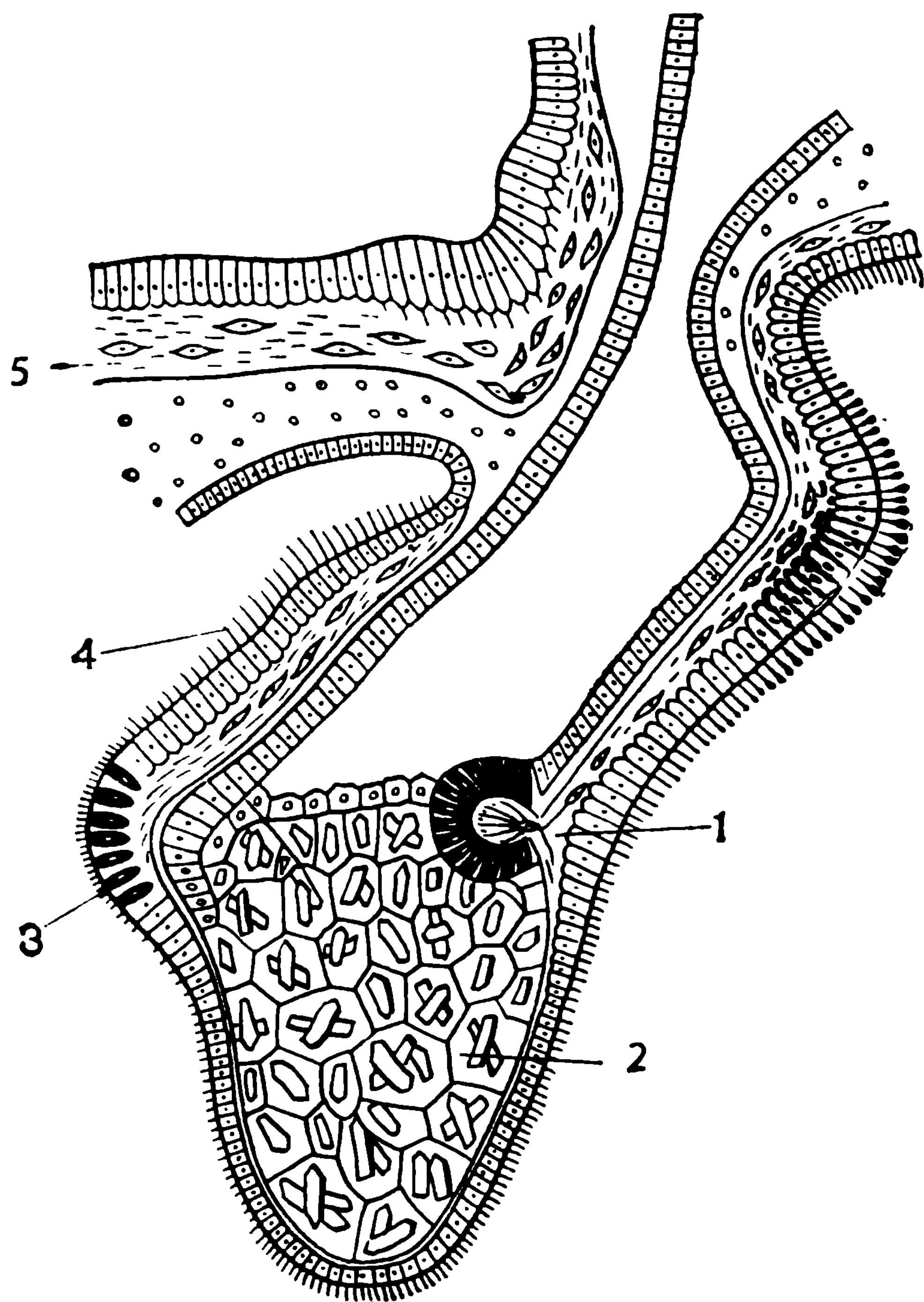


Рис. 136. Схема продольного разреза сцифомедузы.

Слева — разрез между радиальными каналами; *справа* — разрез в плоскости радиального канала: *1* — зонтик; *2* — гастральные нити; *3* — радиальный канал; *4* — кольцевой канал; *5* — глазное пятно; *6* — статолит ропалия; *7* — глазок; *8* — нервный ганглий; *9* — глотка; *10* — ротовая лопасть; *11* — ротовое отверстие; *12* — субгенитальная ямка; *13* — щупальце; *14* — краевая лопасть; *15* — половая железа; *16* — желудок. Эктодерма заштрихована, энтодерма отмечена частым пунктиром, мезоглея — редким пунктиром.

Рис. 137. Строение ропалия ушастой медузы (Aurelia) на продольном разрезе:

1 — глазок; *2* — статолиты; *3* — глазное пятно; *4* — чувствительные волоски; *5* — участок краевой лопасти.



Гастральная полость сцифоидных медуз устроена довольно сложно. Рот ведет в короткую трубковидную глотку, которая открывается в желудок, имеющий четыре боковых кармана. Внутри карманов стенки желудка образуют многочисленные длинные энтодермальные выросты, так называемые гастральные нити. Они выделяют в кишечную полость пищеварительные соки. У большей части сцифомедуз от желудка к периферии зонтика отходят радиальные каналы, число которых обычно равно или кратно восьми.

У ряда видов радиальные каналы ветвятся или даже образуют сеть. На краю зонтика радиальные каналы впадают в кольцевой, но иногда последний отсутствует.

Нервная система сцифомедуз представляет собой сплетение нервных клеток. По краю колокола идет нервное кольцо, а вблизи ропалиев концентрируются нервные элементы, образующие здесь рыхлые скопления, сходные с ганглиями. Ропалий представляет собой маленькое недоразвитое видоизмененное щупальце, несущее в концевой части группу известковых телец — статолитов (рис. 137). Прикосновение кончика ропалия к чувствительным клеткам краевой лопасти вызывает раздражение, передающееся через ближайшее скопление нервных клеток мускулатуре зонтика, вызывая ее сокращение. Так регулируется темп пульсации зонтика. У экземпляров с удаленными ропалиями регулярность сокращений нарушается. Ропалий, так же как гидростатический орган, дает возможность медузе ориентировать тело ротовым отверстием вниз. У многих сцифоидных медуз на ропалии располагаются также светочувствительные органы — глазные пятна и более сложно устроенные глазки, напоминающие по строению описанные выше глазки гидромедуз.

Сцифоидные медузы раздельнополы, их половые железы развиваются в энтодерме и располагаются в карманах желудка. Половые продукты выводятся наружу через ротовое отверстие. Мезоглея сцифоидных медуз, так же как и у гидромедуз, развита очень сильно.

Коралловые полипы (Anthozoa). Тело кораллового полипа обычно имеет цилиндрическую форму и не подразделяется на туловище и ножку. У колониальных форм основание полипа погружено в общее тело колонии — ценосарк, а у одиночных превращается в прикрепительную подошву. Щупальца этих организмов всегда полые, расположены в один или несколько тесно сближенных венчиков. Различают две большие группы коралловых полипов: восьмилучевые (Octocorallia) и шестилучевые (Hexacorallia). У первой группы всегда восемь щупалец и они снабжены по краям маленькими выростами — пиннулами, у второй число щупалец большое и, как правило, кратно шести. Щупальца шестилучевых кораллов

почти всегда гладкие, без пиннул. Верхняя часть полипа, между щупальцами, называется ротовым диском. В его середине расположено щелевидное ротовое отверстие.

Внутреннее строение коралловых полипов гораздо сложнее, чем у гидроидных. Рот ведет в сжатую с боков глотку, выстланную эктодермой. Обычно вдоль одного из краев глотки проходит желобок, несущий клетки с очень длинными ресничками,— сифоноглиф. Иногда сифоноглифов два, в таких случаях они располагаются на противолежащих узких краях глоточной трубки. Реснички беспрерывно двигаются и гонят воду внутрь кишечной полости. Последняя разделена продольными перегородками (септами) на камеры. В верхней части тела полипа (в области глотки) септы полные (прирастающие одним краем к стенке тела, другим — к глотке) или неполные (не достигающие глотки). В септах есть отверстия, посредством которых все камеры сообщаются между собой (рис. 138). В нижней части полипа (ниже глотки) септы прирастают только к стенке тела. Вследствие этого центральная часть гастральной полости — желудок — остается неразделенной. Свободные края септ утолщены и называются мезентериальными нитями. Они играют важную роль в переваривании пищи, так как в них сосредоточено множество железистых клеток, выделяющих пищеварительные ферменты. У кораллов с одним сифоноглифом две мезентериальные нити, расположенные на паре противостоящих септ, не утолщены и несут клетки с длинными сильными ресничками. Находясь в постоянном движении, реснички гонят воду из гастральной полости наружу. Совместная работа двух мезентериальных нитей и сифоноглифа (или двух противолежащих сифоноглифов, как у актиний) обеспечивает постоянную смену воды в гастральной полости. В результате туда все время поступает свежая, богатая кислородом вода, а вместе с ней бактерии, частицы детрита и мельчайшие планктонные организмы, которыми питаются многие представители коралловых полипов. С обратным же током воды выносятся наружу углекислый газ, продукты обмена и непереваренные остатки пищи. Число септ и камер всегда совпадает с числом щупалец, полость которых представляет собой продолжение соответствующих камер гастральной полости. Таким образом, у восьмилучевых кораллов всегда имеется восемь септ и камер, у шестилучевых — шесть. Септы закладываются постепенно и всегда парами.

Как и все кишечнополостные, кораллы радиально-симметричны. Однако во внутренней их организации есть и черты билатеральной симметрии (сжатые с боков глотка и сифоноглифы). Через продольную ось глотки можно провести только одну плоскость симметрии, которая разделяет тело полипа на две зеркальные половины.

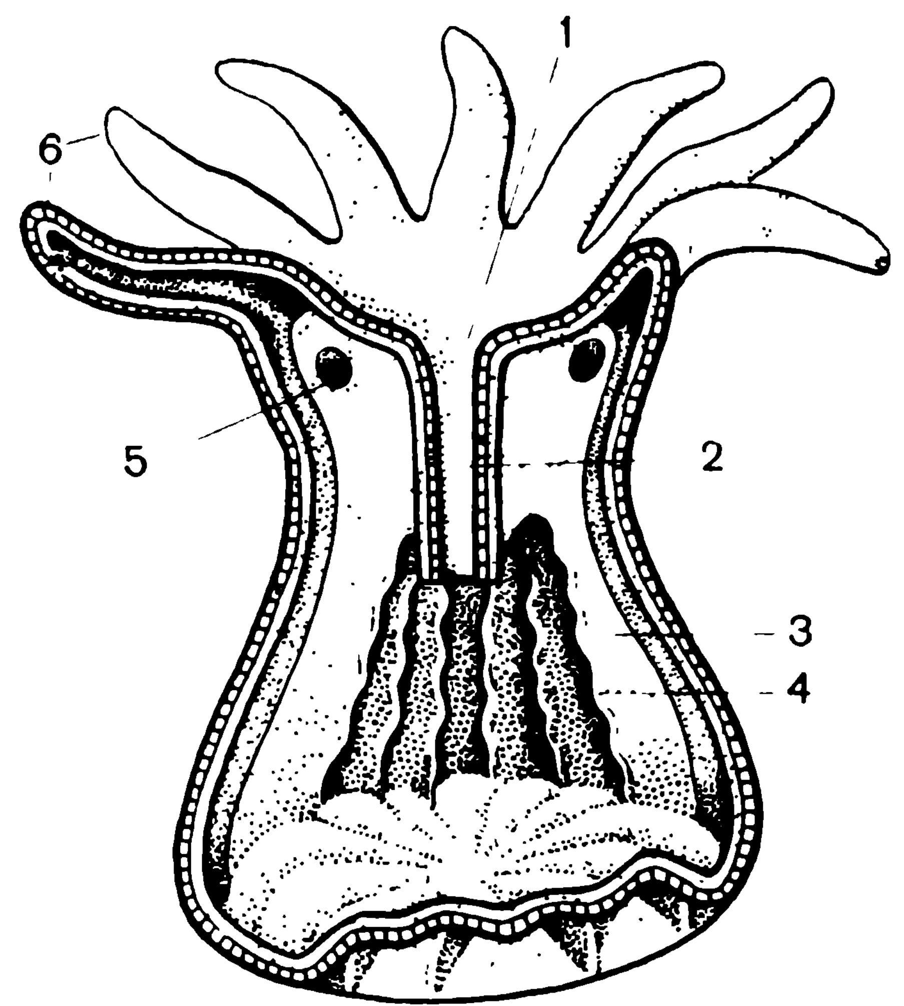


Рис. 138. Схема строения шестилучевого кораллового полипа:

1 — ротовое отверстие; 2 — глотка; 3 — септа; 4 —мезентериальная нить; 5 — отверстие в септе; 6 — щупальце. Эктодерма заштрихована, энтодерма отмечена точками.

Камеры, лежащие против узких краев глоточной трубки, отличаются от остальных расположением мускульных валиков. Эти камеры и образующие их септы называют направительными, по которым условно определяют «спинную» и «брюшную» стороны тела полипа.

Мышечные клетки коралловых полипов обособляются от экто- и энтодермы и переходят в мезоглею, формируя в стенках тела слой продольных (под эктодермой) и поперечных (под энтодермой) мышц. Кроме того, в мезоглее каждой септы на одной из сторон располагается тонкий слой поперечных, а на другой — мощный валик продольных мышц. Мезоглея представлена у большей части шестилучевых кораллов тонкой опорной пластинкой. Зато у восьмилучевых она достигает значительного развития, особенно в стволе и ветвях колонии. Студенистое вещество мезоглеи укреплено коллагеновыми элементами и заполнено огромным количеством скелетных известковых иголочек — спикул, или склеритов. Таким образом, мезоглея составляет прочную опору колонии. Одновременно она участвует в транспорте пищевых веществ, так как пронизана густой сетью энтодермальных каналов, связывающих гастральные полости отдельных полипов между собой (рис. 139). Эти же каналы играют важную роль в ритмической смене активного и пассивного состояния колонии.

Значительного развития у многих коралловых полипов достигает скелет. У восьмилучевых кораллов — это внутренний, мезоглеальный скелет, состоящий из склеритов, которые развиваются в специальных клетках — склеробластах.

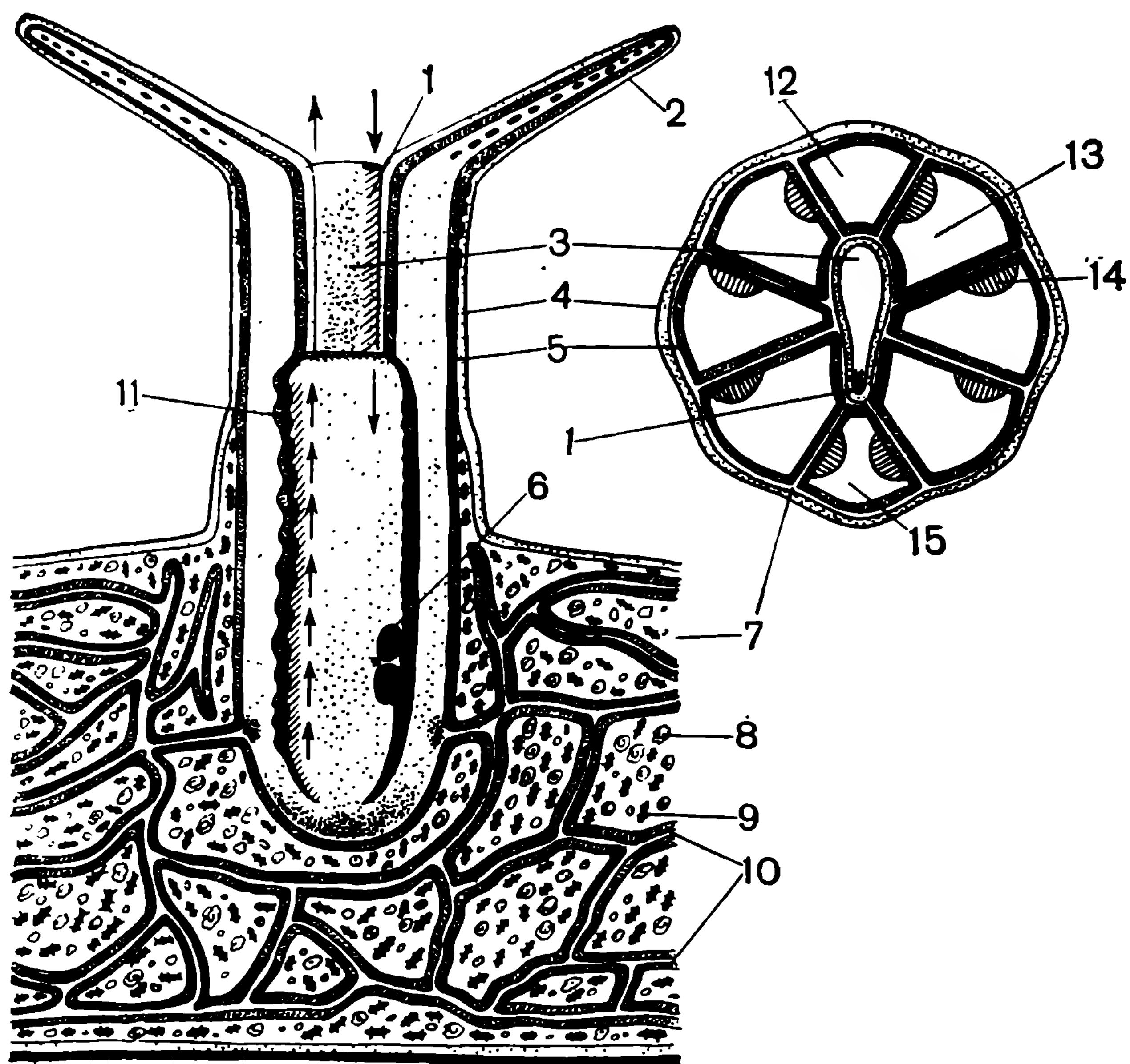


Рис. 139. Схема строения восьмилучевого кораллового полипа.

Слева — продольный разрез полипа; *справа* — поперечный разрез полипа. *1* — сифоноглиф; *2* — щупальце; *3* — глотка; *4* — эктодерма; *5* — энтодерма; *6* — гонады; *7* — мезоглея, пронизанная энтодермальными каналами; *8* — склеробласты; *9* — склериты (спикулы); *10* — сеть энтодермальных каналов; *11* — мезентериальная нить; *12* — спинная направительная камера; *13* — камеры гастральной полости; *14* — валик продольной мускулатуры; *15* — брюшная направительная камера. Стрелками показано направление токов воды в гастральной полости.

Иногда склериты сливаются между собой или объединяются органическим рогоподобным веществом, образуя осевой скелет колонии. Он может состоять и из чистого рогового вещества. Среди шестилучевых кораллов есть бесскелетные формы (актинии и цериантарии). Чаще, однако, скелет имеется, причем он может быть либо внутренним (в виде стержня из рогоподобного вещества), либо наружным (известковым), но всегда эктодермального происхождения. Но ни известковый, ни органический скелет не в состоянии поддерживать постоянства формы тела полипов. Это обеспечивается иным способом. У всех полипов имеется своеобразный гидроскелет, который достигает наибольшего совершенства у коралловых полипов. Благодаря постоянному току воды, создаваемому сифоноглифами, в гастральной полости возникает повышенное давление, без которого полип имел бы вид пустого двуслойного мешка. Полип расправляется под давлением жидкости, наполняющей гастральную полость. В таком состоянии он может находиться очень долго и почти без затраты энергии. Между тем у остальных животных такое напряженное состояние не может быть длительным, так как мышцы устают, животное должно изменить положение тела или переместиться в пространстве. Но не надо думать, что, единожды расправившись, полип будет сохранять свою форму бесконечно долго. Периодически она нарушается сокращением какой-либо группы мышц. Сжатие кольцевых мышц, например, удлиняет тело полипа и делает его тоньше, сокращение продольных мышц щупалец приводит к их изгибанию и т. д. В случае опасности сокращаются все мышцы сразу, вода из гастральной полости выдавливается наружу, и полип сжимается или втягивается внутрь колонии. Колонии коралловых полипов, как правило, не бывают полиморфными, но у некоторых восьмилучевых кораллов наблюдается диморфизм — два типа строения полипов (с. 202). Для всех кораллов характерно только полипоидное состояние. Медуз они не образуют. Половые железы развиваются в энтодерме септ полипов.

СТРЕКАТЕЛЬНЫЕ КЛЕТКИ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ И ДЕЙСТВИЕ ИХ ЯДА

Характернейшая особенность всех кишечнополостных — наличие стрекательных, или крапивных, клеток, которые развиваются из недифференцированных промежуточных клеток. Каждая стрекательная клетка содержит хитиновую капсулу овальной или продолговатой формы (рис. 140). Стенки капсулы двуслойны. За счет первого (наружного) слоя на переднем конце капсулы формируется маленькая крышечка, второй же слой впячивается внутрь и дает начало тонкой спирально закрученной трубочке, называемой стрекательной нитью. Полость капсулы заполнена ядовитой жидкостью. На внешней поверхности стрекательной клетки имеется чувствительный волосок — книдоциль. Он представляет собой жгутик, сходный по устройству со жгутиком простейших, но, в отличие от них, неподвижный. Книдоциль окружен пальцевидными выростами цитоплазмы — микроворсинками, которые можно увидеть только с помощью электронного микроскопа. Малейшее прикосновение к книдоцилю вызывает возбуждение стрекательной клетки, проявляющееся в стремительном, подобном выстрелу, выворачивании стрекательной нити. В зависимости от деталей строения и способа воздействия на врага или жертву различают множество типов строения стрекательных капсул. Рассмотрим лишь главнейшие из них. Одни имеют длинную, снабженную шипами нить. При «выстреле» такой капсулы нить вонзается в тело жертвы и изливает содержимое капсулы, вызывающее местное или общее отравление. У других капсул нить короткая, лишенная шипов. Такие нити только опутывают жертву. Наконец, имеются липкие нити, которые удерживают добычу приклеиванием. Они же могут служить и для временного прикрепления животного при передвижении.

Стрекательные клетки располагаются по всей поверхности тела кишечнополостных, но их наибольшие скопления наблюдаются на щупальцах и вокруг ротового отверстия, т. е. в местах, где они нужнее всего. После «выстрела» стрекательная клетка погибает и на ее месте или поблизости от него развивается новая.

Интересно, что стрекательные капсулы могут действовать и после гибели животного. Так, прикосновение к мертвым, выброшенным на берег медузам может вызвать сильные покраснения кожи, сопровождающиеся ощущением жжения.

При поедании кишечнополостных некоторыми турбелляриями и заднежаберными моллюсками часть стрекательных клеток переходит в тело хищника. Здесь стрекательные клетки располагаются также в наружных покровах и могут нормально функционировать.

Стрекательные клетки, особенно содержащие ядовитую жидкость в капсулах,— грозное оружие, которое используется кишечнополостными и для защиты и для нападения. Мелкие животные, соприкасаясь с кишечнополостными, приклеиваются, опутываются и пронзаются стрекательными нитями, а в их тело попадает яд, вызывающий паралич и смерть. После этого жертва переносится щупальцами к ротовому отверстию и проглатывается. Даже довольно крупные животные часто оказываются пораженными ядом стрекательных капсул, вызывающим жгучую боль. Сила воздействия яда разных видов кишечнополостных на человека неодинакова: некоторые из них совершенно безвредны, другие представляют собой серьезную опасность. После прикосновения к нашим черноморским *актиниям* и к медузам *цианея*, обитающим в арктических и дальневосточных морях, ощущается легкое жжение, особенно там, где кожа нежнее, например между пальцами рук. Несколько сильнее «жжется» *корнерот* — обычная для Черного моря беловатая медуза с фиолетовым краем зонтика. Неприятные ощущения, похожие на легкий ожог крапивой, быстро проходят, не оставляя следа. Однако в море имеется много гораздо более опасных кишечнополостных, прикосновение к которым может привести к тяжелому заболеванию. Так, многие актинии, в том числе обитающие в Японском море, вызывают не только «ожоги», но и длительное опухание руки.

Однако наиболее неприятные последствия заключаются не в «ожогах» и опухолях, в общем отравлении организма ядом стрекательных клеток. У моряков, плавающих в тропических морях, уже издавна пользуется дурной славой красивая сифонофора *физалия*. Физалия снабжена большим, до 20 см длиной, плавательным пузырем, поднимающимся над поверхностью воды, от которого свешиваются вниз длиннейшие (до 30 м!) ловчие щупальца, снабженные многочисленными стрекательными клетками.

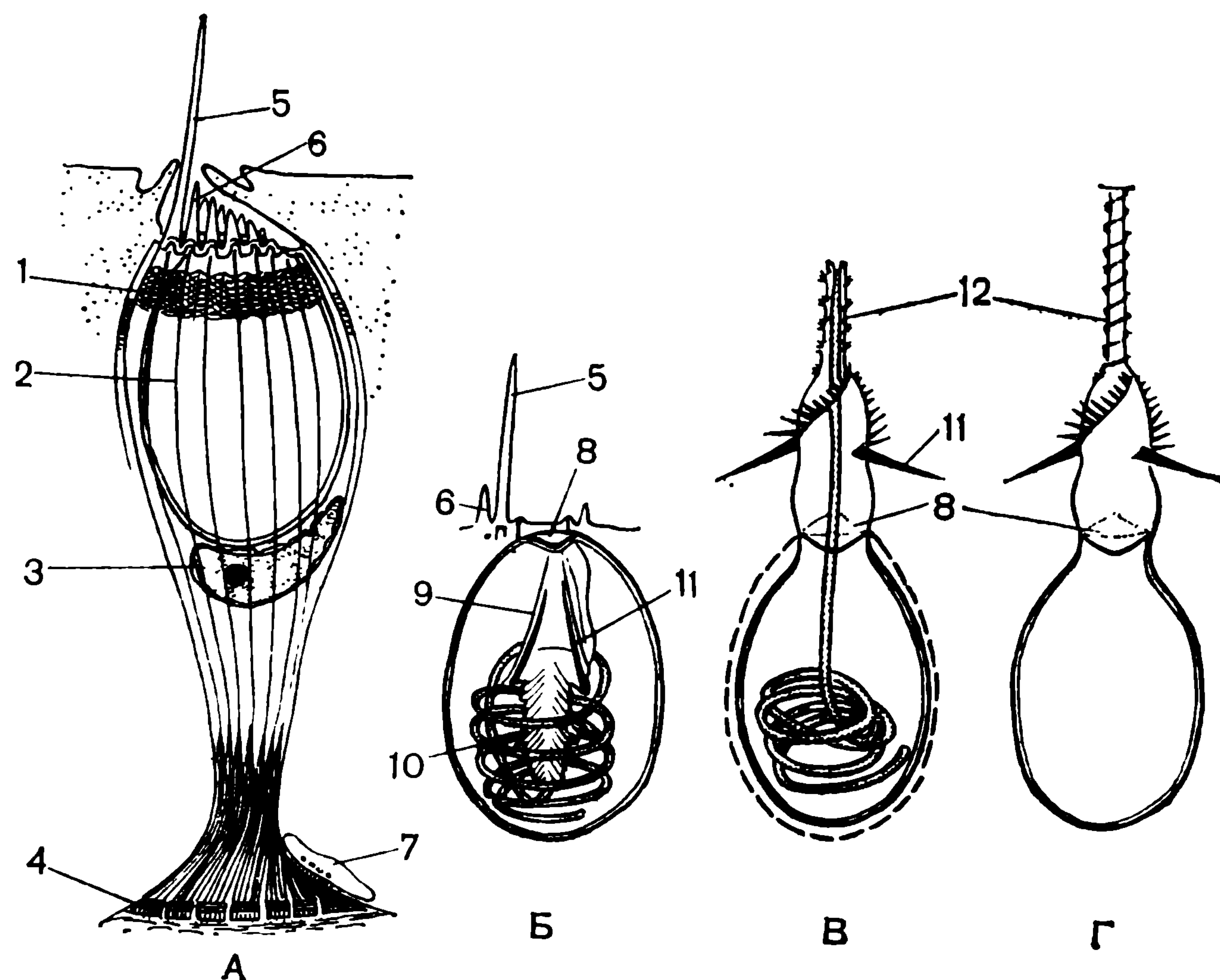


Рис. 140. Строение стрекательной клетки и капсулы типа пенетранты:

А — стрекательная клетка; *Б* — капсула в состоянии покоя; *В* — капсула в процессе выворачивания нити; *Г* — выстрелившая капсула; *1* — кольцевые опорные нити; *2* — опорные фибриллы; *3* — ядро стрекательной клетки; *4* — десмосомы; *5* — книдоциль; *6* — микроворсинки; *7* — участок нерва; *8* — крышечка; *9* — осевой стержень; *10* — скрученная стрекательная нить; *11* — стилет; *12* — вывернутая стрекательная нить.

Физалия очень ярко окрашена. Пузырь отливает голубым, фиолетовым и пурпурным цветом, все свешивающиеся вниз придатки ультрамариновые. За яркую окраску физалия получила также название *португальского военного кораблика*: в средние века португальцы любили пестро окрашивать свои военные суда. Плавающая на поверхности моря физалия вследствие яркой окраски и значительной величины видна издалека, и пловцы всегда остерегаются соприкосновения с ней, так как можно получить очень сильный «ожог», вызывающий сильнейшую боль. Пораженный физалией человек, даже если он хорошо плавает, с трудом держится на воде. Вскоре после этого может наступить и общее тяжелое заболевание с повышением температуры, длящееся несколько дней. Физалии распространены исключительно в тропических морях, и очень редко отдельные их экземпляры заносятся в более теплые участки умеренной зоны.

Нередко появляются сообщения о серьезных и даже смертельных отравлениях, вызываемых крупными сцифоидными медузами (Chirodropus, Chiropsalmus, в особенности Chironex) из отряда *кубомедуз*. Это тоже обитатели тропических морей. Высота колокола этих медуз достигает 10—15 см, по краю его сидят четыре разветвленных щупальца (цв. табл. 10). Яд, содержащийся в их стрекательных клетках, попадая на кожу, вызывает омертвение эпидермиса и плохо заживающие язвы, после которых остаются глубокие рубцы. Но самая большая опасность таится в воздействии

яда на нервную систему, которое может привести к поражению дыхательного центра.

Впервые на ядовитость этих медуз обратили внимание в годы второй мировой войны в Австралии, куда было эвакуировано значительное число европейцев. Стало известно несколько случаев загадочной гибели людей во время купания, причем на теле погибших не находили явных признаков повреждения. Долгое время тайна оставалась неразгаданной, но потом удалось установить, что причиной гибели является медуза *хиродропус*. Получивший «ожог» человек захлебывался и тонул. Было отмечено, что среди пострадавших или погибших были преимущественно вновь прибывшие люди. Местные жители, особенно из числа коренного населения Австралии, могли купаться безбоязненно. По-видимому, у них имелся иммунитет к яду этой медузы.

В фауне наших дальневосточных морей также имеется одна медуза, относящаяся к классу гидроидных, которая вызывает серьезные заболевания при соприкосновении с ней. Местные жители называют эту медузу *крестовичком* (научное название — Gonionemus vertens) за крестообразное расположение четырех темных радиальных каналов, вдоль которых тянутся четыре также темноокрашенные половые железы. Зонтик медузы прозрачный, слабого желтовато-зеленого цвета, у отдельных экземпляров достигает 25 мм в диаметре, но обычно всего 15—18 мм. На краю зонтика крестовичка имеется до 80 щупалец, способных сильно вытягиваться и сокращаться. Щупальца густо усажены стрекательными клетками, которые располагаются поясками. Посередине длины щупальца имеется небольшая присоска, при помощи которой медуза прикрепляется к различным подводным предметам.

Крестовички обитают в Японском море и вблизи Курильских островов. Они обычно держатся на мелководье. Их излюбленные места — заросли морской травы зостеры. Здесь они плавают и повисают на травинках, прикрепившись своими присосками. Иногда они попадаются и в чистой воде, но обычно невдалеке от зарослей зостеры. Во время дождей, когда морская вода у берегов значительно опресняется, медузы погибают. В дождливые годы их почти нет, зато к концу засушливого лета крестовички появляются массами. Хотя крестовички могут свободно плавать, обычно они предпочитают подстерегать добычу, прикрепившись к какому-либо предмету. Поэтому, когда одно из щупалец крестовичка случайно коснется тела купающегося человека, медуза устремляется в этом направлении и пытается прикрепиться при помощи присосок и стрекательных капсул. В этот момент купальщик ощущает сильный «ожог», через несколько минут кожа на месте прикосновения щупальца краснеет, покрывается волдырями. Почувствовав «ожог», нужно немедленно выходить из воды. Уже через 10—30 мин наступает общая слабость, появляются боли в пояснице, затрудняется дыхание, немеют руки и ноги. Пораженного нужно удобно положить и немедленно вызвать врача. Для лечения применяют подкожные инъекции адреналина и эфедрина; в наиболее тяжелых случаях применяется искусственное дыхание. Болезнь длится 4—5 суток. Особенно опасны повторные ожоги. Установлено, что яд крестовичка делает организм повышенно чувствительным даже к небольшим его дозам.

Очень сильный яд вырабатывают стрекательные клетки *зоантарий* — относительно мало изученных тропических шестилучевых кораллов. Из стрекательных капсул полипов Palythoa выделен яд, названный п а л и т о к с и н о м. Отравление им сказывается на деятельности сердца и всей системы кровообращения позвоночных. Яд зоантарий оказался в 100 раз сильнее яда кобры.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ

Из современных кишечнополостных животных наиболее просто завершается жизненный цикл *коралловых полипов*. Оплодотворенное яйцо начинает дробиться. Сначала оно делится надвое, затем каждая из образовавшихся клеточек в свою очередь также разделяется и так далее. В результате образуется большое количество мелких клеток, расположенных в один слой и имеющих вид маленького полого шарика. Вслед за этим часть клеток погружается внутрь, в результате чего получается двуслойный зародыш. Из его внутреннего слоя впоследствии формируется энтодерма, а из наружного — эктодерма будущего полипа. Эктодерма покрыта многочисленными мелкими ресничками, при помощи которых зародыш получает способность плавать; с этого момента он превращается в личинку, называемую п л а н у л о й. Планула не способна питаться и размножаться. Она некоторое время плавает в толще воды, затем садится на дно, прикрепляясь к нему передним концом. Вскоре после этого на заднем (теперь уже верхнем) конце планулы прорывается ротовое отверстие и образуется венчик щупалец. Так возникает первый полип. У колониальных форм этот полип вскоре выпочковывает на себе других полипов, те в свою очередь следующих и т. д. Возникает колония. По достижении колонией определенной степени развития составляющие ее полипы начинают размножаться также и половым путем, образуя яйца. На этом цикл замыкается.

Иначе протекает жизненный цикл у *гидроидных* и *сцифоидных*. Дробление яйца и развитие планулы происходит у них так же, как у коралловых полипов, аналогичным способом возникает и первый полип — основатель колонии, а потом и вся колония (у сцифоидных колонии обычно не

образуется). Однако полипы гидроидных и сцифоидных лишены способности к половому размножению, зато они выпочковывают или отделяют не только подобных себе полипов, но совершенно не похожих на них медуз. Медузы и являются половыми особями. Образование медуз у гидроидных и сцифоидных происходит по-разному. У гидрополипов медузы возникают из почек. Вначале они внешне похожи на обычную почку, из которой развивается полип, но затем появляются отличия. Медузоидная почка сильно увеличивается в размере, становится полупрозрачной, внутри ее появляются четыре радиально расположенных канала и отходящий от места их скрещивания ротовой хоботок. Теперь молодая медузка внешне напоминает маленький колокольчик или зонтик. Вскоре она отрывается от колонии полипов и уплывает. Медузы самостоятельно питаются и увеличиваются в размерах, затем у них возникают половые железы. Яйца и сперма выбрасываются прямо в морскую воду, где происходит оплодотворение яиц. Из яиц возникает личинка — планула. На рисунке 141 показан типичный жизненный цикл на примере гидроида из рода корине (Coryne sarsii).

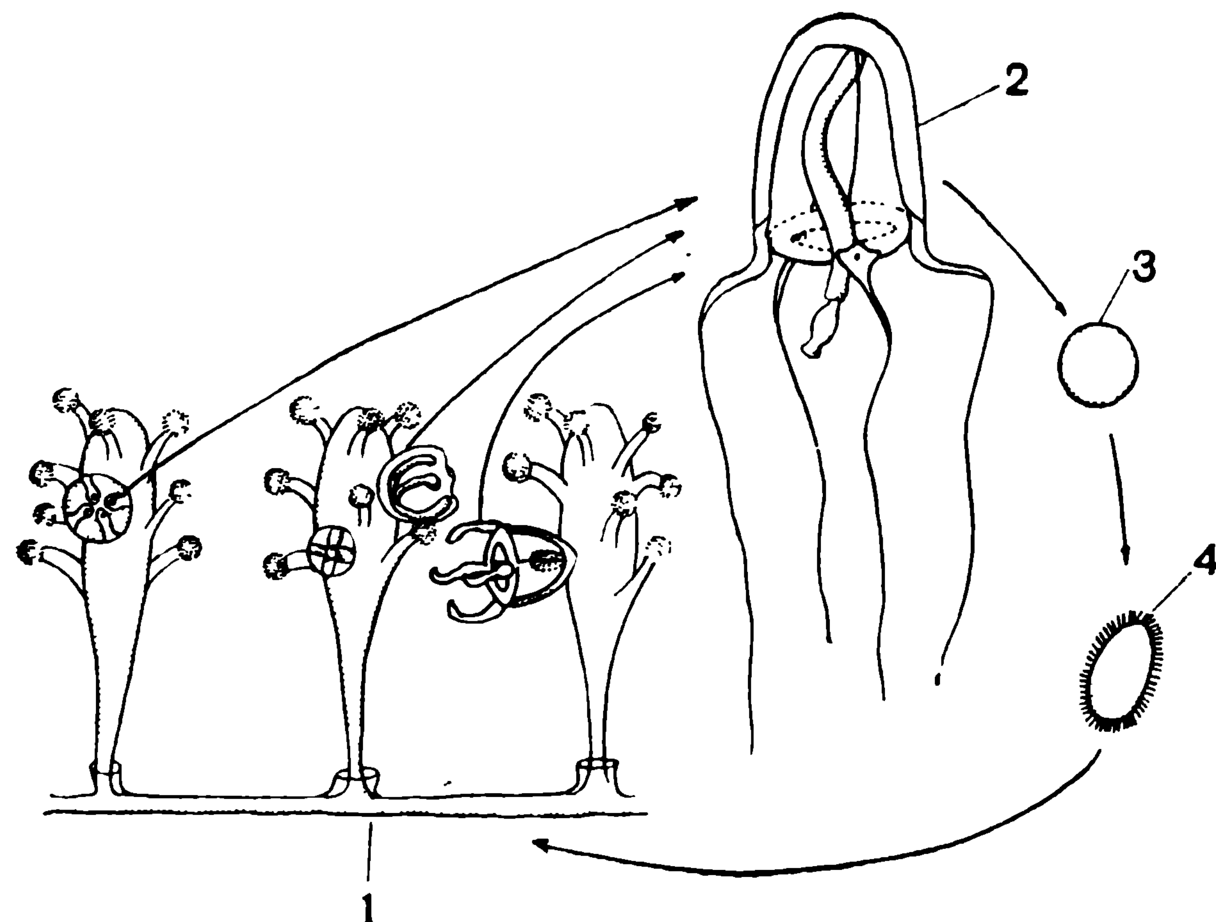


Рис. 141. Схема жизненного цикла гидроидных (Coryne): *1* — полипы, выпочковывающие медуз; *2* — свободноплавающая медуза; *3* — яйцо; *4* — планула.

У сцифоидных, как правило, полипы (их называют с ц и ф и с т о м а м и) не образуют колоний: возникшие в результате почкования полипчики отделяются от материнской особи и ведут самостоятельный образ жизни. Вскоре каждый полип претерпевает изменения: его щупальца укорачиваются, а на теле появляется ряд кольцевидных перетяжек, которые становятся все более глубокими, как бы врезаясь в тело полипа (рис. 142). На этой стадии развития сцифистома называется с т р о б и л о й. Затем начиная с верхнего конца от полипа по одному отделяются образовавшиеся в ходе стробиляции диски, которые представляют собой маленьких медуз с изрезанными краями зонтика. Их называют э ф и р а м и. Переворачиваясь ротовой стороной вниз, эфиры уплывают. Они питаются, растут и превращаются в крупных половозрелых сцифоидных медуз, размножающихся исключительно половым путем.

Таким образом, на примере гидроидных и сцифоидных мы познакомились с весьма своеобразным явлением, называемым ч е р е д о в а н и е м п о к о л е н и й. В жизненном цикле этих двух групп кишечнополостных наблюдается правильная смена донного, сидячего, часто колониального полипоидного поколения, размножающегося вегетативно, с поколением свободноплавающим, одиночным, медузоидным, размножающимся половым путем. Разные поколения ведут различный образ жизни и устроены неодинаково. Медузы — свободноплавающие обитатели толщи воды — находятся в гораздо более сложных и разнообразных условиях по сравнению с полипами, которые ведут прикрепленный образ жизни. Естественно, что у медуз новые приспособления возникают быстрее и отличаются бо́льшим разнообразием, чем у полипов. Самый факт подвижности медуз привел к развитию у них органов движения (зонтик, парус). Возможность изменять положение тела вызвала появление органов равновесия, а вертикальные миграции (от светлой поверхности к темной глубине и обратно) обусловили возникновение светочувствительных органов. У полипоидного поколения ни одно из этих приспособлений появиться не могло. Эволюция полипов шла иным путем. Для многих из них характерно развитие защитного скелета, который, конечно, не мог возникнуть у медуз. Это привело бы к утяжелению тела, несовместимому с планктонным образом жизни. Полипы прикреплены к субстрату, что способствует возникновению колоний, развитие которых подчиняется совсем особым законам, о которых будет рассказано ниже. Таким образом, эволюция полипоидного и медузоидного поколений кишечнополостных идет разными темпами и в различных направлениях.

Чередование поколений имеет очень большое значение для жизни гидроидных и сцифоидных: прикрепленный образ жизни полипов препятствует их расселению, а медузы, покинув колонию, могут далеко уноситься морскими течениями и разбрасывать яйца на очень большом пространстве, заселяя все новые и новые области. Чередование различно устроенных поколений довольно широко встречается в животном мире. Кроме кишечнополостных, оно обнаружено у некоторых плоских, круглых и кольчатых червей, у ряда ракообразных и даже у низших хордовых. Именно у представителей хордовых — *сальп* — известный зоолог и поэт Шамиссо в 1819 г. открыл чередование поколений. Это открытие повлекло за собой

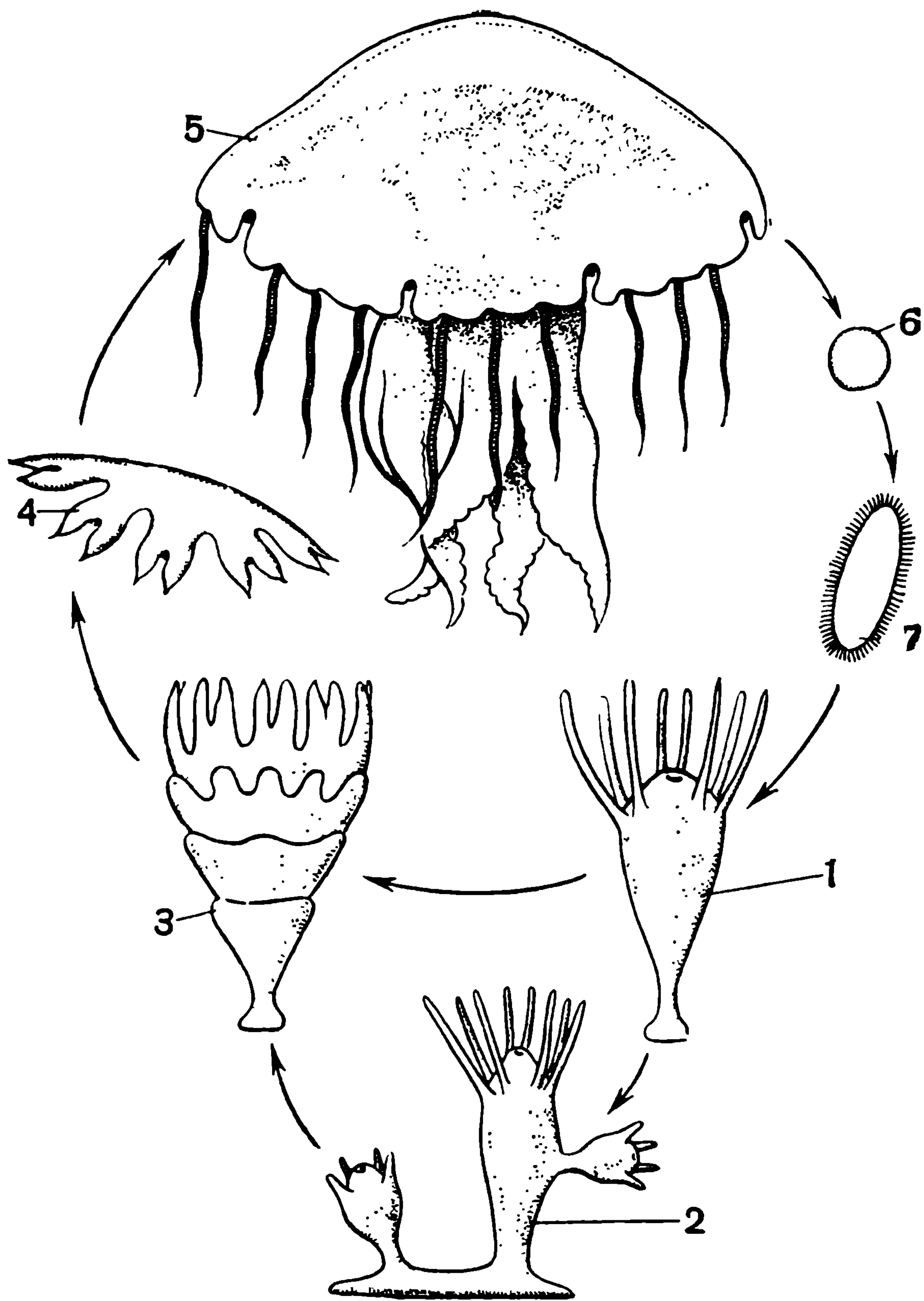


Рис. 142. Схема жизненного цикла сцифоидных (Chrysaora):

1 — сцифистома; *2* — сцифистома, выпочковывающая молодых сцифистом; *3* — сцифистома в стадии стробилы; *4* — эфира; *5* — медуза; *6* — яйцо; *7* — планула.

поиски новых случаев чередования поколений. В 1841 г. М. Сарс описал это явление у двух сцифоидных медуз — *аурелии* (Aurelia) и *цианеи* (Cyanea), а годом позже Стенструп установил, что гидроидные также развиваются с чередованием поколений. Исследования Шамиссо, Сарса и Стенструпа явились значительным событием для зоологов прошлого века, благодаря им пришлось пересмотреть многие старые представления о биологии и систематике.

Описанный выше способ чередования поколений у кишечнополостных называют метагенезом, а животных с этим типом жизненного цикла — метагенетическими. Для метагенеза характерно правильное чередование полового поколения с поколением, размножающимся вегетативно, делением или почкованием.

Не следует думать, что жизненный цикл у всех видов гидроидных и сцифоидных идет строго по той схеме, с которой мы ознакомились. В большинстве случаев от такого типичного проявления метагенеза имеются отклонения, зависящие от ряда причин. Главной причиной, вызывающей нарушение правильного метагенеза, следует считать различие условий среды, в которых обитают полипы и медузы. В самом деле, придонный, неподвижный образ жизни полипов неизбежно вызывает у них появление целого ряда приспособлений, отвечающих условиям их существования.

Так как полипы неподвижно сидят на дне, они не нуждаются в органах чувств, позволяющих им на расстоянии узнавать о приближении врага или добычи: ни приблизиться к добыче, ни уйти от врагов они все равно не могут. Поэтому полипы сохранили лишь осязание и способность воспринимать поступающие извне химические воздействия. Это позволяет им ловить добычу, которая приблизилась и прикоснулась к щупальцам. Способ защиты полипов заключается в образовании наружного скелета. Чем прочнее и тяжелее скелет, тем надежнее он защищает полипов и лучше удерживает всю колонию на морском дне. Указанные выше особенности полипов характерны не для одних только кишечнополостных — они вырабатываются у многих прикрепленных водных организмов. Общим свойством большинства сидячих животных является также образование колоний. Очень характерно оно и для полипов кишечнополостных и для сифонофор. С образованием колоний часто связано разделение функций ее членами. Особенно ярко это проявляется у гидроидных полипов. Только у очень немногих видов все полипы устроены одинаково и каждый из них может отпочковывать медуз. Гораздо чаще одни полипы, снабженные щупальцами и ртом, ловят для колонии добычу, но не способны размножаться, тогда как другие лишены щупалец и рта, зато приспособлены исключительно к почкованию медуз. Так дело обстоит у широко распространенного гидроида *обелии* (Obelia geniculata). У таких видов правильность метагенеза нарушается, так как часть полипов (кормящие особи) не дает полового потомства.

Чем сложнее становится колония, тем большее значение она приобретает в жизненном цикле. Роль медуз при этом уменьшается. Большая колония способна прокормить не только полипов, но и медуз. Поэтому медузы долгое время не отрываются от колонии и покидают ее только тогда, когда их половые продукты созревают. Наконец, имеется много таких видов гидроидных, колония которых настолько усложнена, что медузы вообще прекращают отрываться и становятся такими же прикрепленными организмами, как полипы. При этом характерные признаки медузы — зонтик, глазки, каналы гастроваскулярной системы — постепенно утрачиваются и медуза становится похожей на набитый яйцами мешочек. У пресноводных гидр медузы не образуются. Медузоидное поколение подавляется и у некоторых сцифоидных из отряда Coronata. Есть виды, медузы которых, образую-

щиеся стробиляцией, морфологически недоразвиты и не способны питаться. Сроки их свободной жизни вследствие этого ограничены. В других случаях сформировавшиеся медузы даже не отрываются от сцифистомы.

Наконец, есть и такие виды, эфиры которых не превращаются в медузу, а становятся половозрелыми, не выходя из той хитиновой трубочки, в которую заключен полип коронатных медуз — стефаноcцифус. Здесь же происходит и развитие яиц, а наружу выходят уже сформированные планулы.

Но вернемся к типичному метагенезу и проследим за свободноплавающими медузами. Их образ жизни резко отличается от того, который ведут полипы. Медузы — подвижные животные, и потому у них вырабатываются приспособления для движения и ориентировки в пространстве. В первую очередь это касается развития зонтика и мускулатуры, а также органов чувств. У отдельных видов эти приспособления развиты настолько хорошо, что медузы могут далеко уплывать от тех мест, где они начали свою самостоятельную жизнь, отделившись от полипа. Часто они попадают в такие места, где нет подходящих условий для развития полипоидного поколения, например в открытое море, над большими глубинами. Планулы таких медуз, не найдя подходящего места для прикрепления, погибают. Но так обстоит дело далеко не со всеми видами гидроидных и сцифоидных медуз. Часть из них приспособилась к жизни именно в поверхностных слоях воды в открытом море, но при этом изменился и их жизненный цикл.

У гидромедузы *бугенвиллии* (Bougainwillia platygaster) яйца не выбрасываются в воду, а развиваются в половой железе самки, здесь же происходит и образование маленьких полипчиков, которые выпочковывают новых медуз. Случай этот не единственный, развитие полипов прямо на половой железе медузы характерно также и для *кампанулярии* (Campanülaria maccradyi), и для некоторых других медуз. У них полипоидное поколение хотя и имеется, но оно перестало быть донным и не образует больших колоний. У некоторых видов подавление полипоидной стадии пошло еще дальше и полипы вовсе исчезли из жизненного цикла. Из планулы таких медуз возникают не полипы, а такие же медузы. Так протекает жизненный цикл большой группы гидроидных медуз — *трахилид*, а из сцифоидных у видов рода *пелагия* (Pelagia), живущих в открытом море.

Как видно из приведенных примеров, метагенетический жизненный цикл весьма пластичен. Пока такой жизненный цикл выгоден для процветания вида, он сохраняется, но как только условия меняются и одно из поколений получает некоторое преимущество, другое поколение подавляется и может совсем исчезнуть.

ОБРАЗОВАНИЕ И СТРОЕНИЕ КОЛОНИЙ

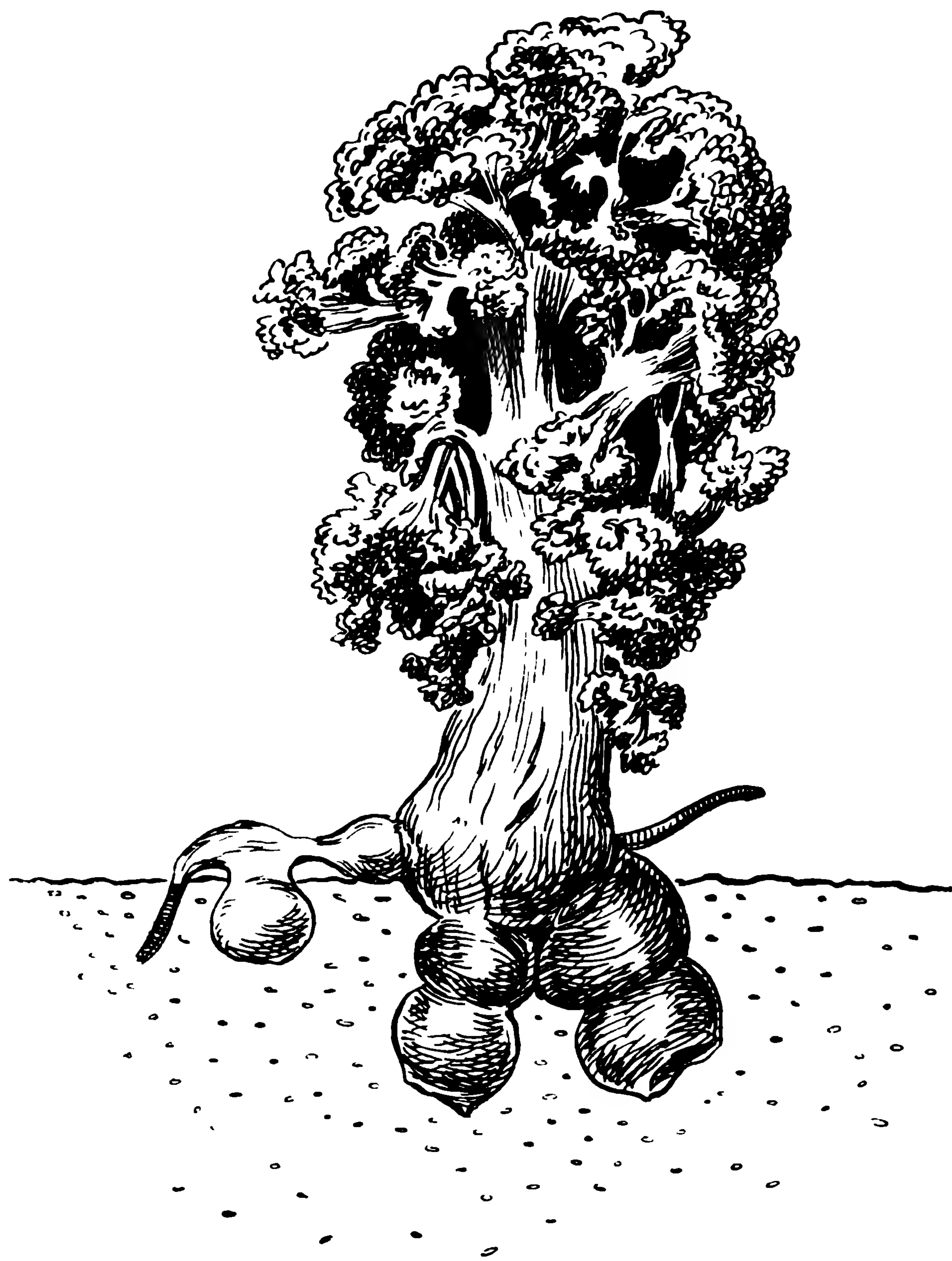
У многих беспозвоночных животных существует особый тип размножения — почкование, при котором на поверхности тела материнского организма образуется бугорок в виде разросшейся группы клеток. Этот бугорок увеличивается в размерах и изменяет форму до тех пор, пока не станет уменьшенной копией материнского организма. У одиночных полипов почка, достигшая определенной стадии развития, отшнуровывается и переходит к самостоятельному существованию. Именно так размножается обычная пресноводная гидра. На мешковидно-цилиндрическом теле гидры образуется вырост, в образовании которого принимает участие как эктодермальный, так и энтодермальный слой. Вырост, увеличиваясь в размерах, принимает цилиндрическую форму, на его верхнем конце образуется венчик щупалец и прорывается ротовое отверстие. Таким образом, на теле гидры образуется дочерняя гидра, уже способная к самостоятельному образу жизни, но обладающая несколько меньшими размерами. Часто, однако, на теле такой дочерней гидры, еще не успевшей отделиться от материнской, в свою очередь образуется новая почка. Процесс почкования может пойти еще дальше, и тогда возникает уже довольно сложный комплекс из нескольких соединенных между собой гидр с общей для всех них гастральной полостью.

Описанный комплекс гидр обладает большой целостностью и физиологической самостоятельностью. С другой стороны, это сложное целое заведомо делимо, ибо каждая из молодых гидр представляет собой потенциально самостоятельный организм. И действительно, в какой-то момент отдельные полипы начинают один за другим отшнуровываться и переходить к самостоятельному образу жизни. Рассмотренный комплекс называют в р е м е н н о й к о л о н и е й. Гораздо чаще, однако, у кишечнополостных наблюдается образование настоящих, или п о с т о я н н ы х, колоний. Колонии кишечнополостных удивительно разнообразны. Среди них могут быть стелющиеся и древовидные, перистые и в форме ершика, изящные и тонкие колонии и колонии с массивным известковым скелетом. Разнообразна и окраска колоний.

Форма колоний зависит прежде всего от характера скелета и степени интеграции колонии. Все полипоидные колонии (за исключением *морских перьев*) прочно прикрепляются к грунту или к каким-нибудь твердым предметам, лежащим на грунте. Прикрепляются колонии при помощи расширенного основания. У гидроидов таким основанием служит переплетение п о л з у ч и х н и т е й, или г и д р о р и з. Оно образуется сразу после оседания личинки гидроида на грунт или иной субстрат. От гидроризы отпочковываются

первые полипы колонии. У коралловых полипов специальные нити основания не образуются. Колонии их прикрепляются посредством мясистой мягкой подошвы или при помощи расширенной известковой или роговой базальной пластинки. Среди глубоководных *шипастых кораллов* (Antipatharia) имеется очень распространенный в океане вид Bathypathes patula, представленный двумя экологическими формами. У одной из них основание в виде базальной пластинки, основание другой крючкообразно загнуто. По этому признаку обе формы раньше рассматривались как самостоятельные виды. Образование той или иной формы основания этих кораллов определяется тем, на какой субстрат осела их личинка. Разную форму основания можно найти и у других кораллов. Например, коралл Gersemia, обычно поселяющийся на камнях и скалах мелководных горизонтов северных морей, имеет мясистую широкую подошву (цв. табл. 25). У того же коралла, развивающегося на жидких илистых грунтах, основание разрастается в несколько пузырчатых полостей, захватывающих порции грунта. Эти полости похожи на заполненные песком мешочки и служат колонии тем балластом, который помогает ей сохранять вертикальное положение (рис. 143).

Рис. 143. Коралл Gersemia, поселившийся на илистом грунте.



Прикрепительной пластинки нет только у представителей отряда *морских перьев*. У этих животных на нижнем конце стебля образуется мускулистое расширение, при помощи которого колония внедряется в грунт. Морские перья — единственные колониальные коралловые полипы, способные самостоятельно передвигаться с одного места на другое. Движение по грунту осуществляется волнообразными сокращениями расширенного основания колонии.

Наиболее просто устроены стелющиеся и коркообразные колонии. В таких колониях отдельные полипы отходят непосредственно от сетчатой, нитевидной гидроризы (у гидроидов) или от мембрановидной мягкой пластинки, покрывающей субстрат (у мягких восьмилучевых кораллов и зоантарий). В этих случаях ни нити гидроризы, ни мембрановидная пластинка не принадлежат какому-нибудь одному полипу, а представляют собой общее тело всей колонии — ц е н о с а р к. Наиболее яркими примерами таких колоний могут служить гидроиды Hydractinia или Perigonimus и мягкие восьмилучевые кораллы Clavularia. Гораздо чаще, однако, кишечнополостные образуют древовидные колонии. Тогда от базальной пластинки или гидроризы отходит несущий ветви ствол, состоящий из одной или нескольких соединенных между собой трубок.

Тип ветвления, а следовательно, и общая форма колонии зависят от места расположения почек или зон роста. У некоторых гидроидов, чаще всего у тех, полипы которых не защищены чашечкой, и у морских перьев центральный ствол колонии образуется путем увеличения в длину ножки самого первого, образовавшегося после оседания личинки полипа. Он остается всегда на вершине колонии. Непосредственно под ним локализуется зона роста и почкования новых, вторичных, полипов. В свою очередь на ножках вторичных полипов, непосредственно под ними также имеется зона роста и почкования. За счет этих зон образуются ветви колоний и покрывающие их полипы (рис. 144). Ветвление таких м о н о п о д и а л ь н ы х, как их называют, колоний может быть в простейших случаях беспорядочным, тогда ветви и полипы отходят от ствола во все стороны. Так ветвятся колонии многих гидроидов и наиболее просто организованные колонии морских перьев. У более сложных колоний морских перьев вторичные полипы отходят от ствола в одной или нескольких плоскостях и на равном друг от друга расстоянии. Некоторые более высокоорганизованные гидроиды и коралловые полипы обладают другим типом ветвления колоний. Зона почкования у них также расположена ниже чашечки полипа, но ножка последнего имеет ограниченный рост. Поэтому, после того как первый полип сформировался, под его основанием начинает образовываться ножка следующего полипа, растущего вверх и в сторону.

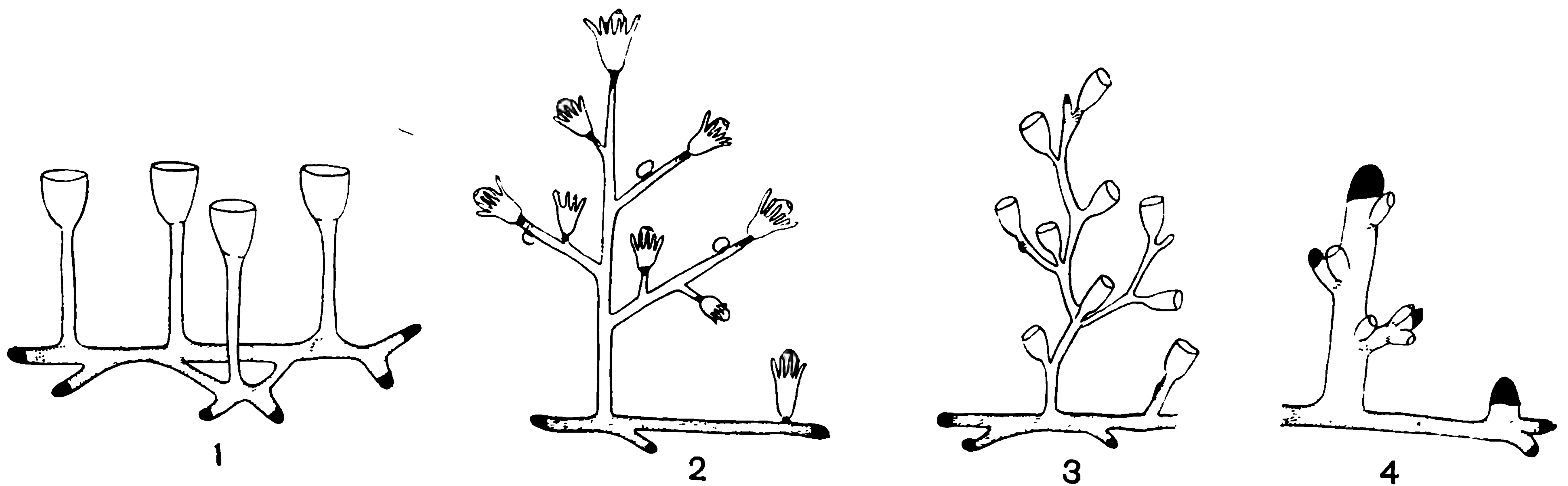


Рис. 144. Схема роста и почкования кишечнополостных (на примере гидроидных полипов):

1 — стелющаяся колония; *2* — моноподиальная колония с полипоидными зонами роста; *3* — симподиальная колония; *4* — моноподиальная колония с ценосаркальными зонами роста и почкования. Черным обозначены зоны роста, точками — места почкования.

Иногда в зоне роста одновременно возникает несколько ножек, дающих начало нескольким веточкам. При таком типе ветвления, называемом симподиальным, наиболее старые полипы остаются у основания колоний и их ветвей. Для симподиальных колоний характерен также постоянный перелом продольной оси ствола и ветвей в местах отхождения новых полипов (рис. 144). Так растут и ветвятся многие гидроиды, полипы которых защищены чашечками, и некоторые коралловые полипы. Но высшим типом ветвления колоний является такой, при котором зона роста и почкования находится не ниже первичного полипа, а на вершине выроста гидроризы или базальной мембраны. В этом случае функция роста и почкования переходит к общему телу колонии — ценосарку. Основной ствол растет вверх, постепенно отпочковывая от себя полипов или образуя новые ценосаркальные выросты, боковые ветви. Для колоний гидроидов с ценосаркальным ростом очень характерно то, что отдельные полипы лишены ножек и в большей или меньшей степени погружены в толщу ветвей колонии. Ценосаркальный рост колоний мы встречаем, кроме гидроидов, у большинства коралловых полипов.

У более высокоорганизованных колоний ветви и полипы, как правило, упорядочены в своем расположении, у некоторых гидроидов ветви расположены группами, в пределах которых они расходятся радиально во все стороны и лежат в одной плоскости, перпендикулярной стволу. Такие колонии называются мутовчатыми. Обычен тип ветвления, при котором боковые веточки отходят от противоположных сторон ствола. При этом основания ветвей могут находиться точно друг против друга, или ветви одного ряда могут быть смещены вверх от оснований ветвей противоположного ряда. У гидроидов в таком случае образуются изящные перистые колонии, а у некоторых горгониевых кораллов и антипатарий, обладающих более крепким известковым или роговым скелетом, вееровидные и пластинчатые колонии. При этом соседние веточки часто сливаются между собой, и тогда эти обычно очень ярко окрашенные вееровидные колонии принимают форму решетчатой пластинки. Среди восьмилучевых коралловых полипов своеобразные колонии образует коралл *органчик* (Tubipora, цв. табл. 22, 24). Скелет органчика состоит из длинных, поднимающихся от базальной пластинки известковых трубок, образованных из слившихся известковых скелетных телец. При сильном развитии известкового скелета отдельные ветви сливаются друг с другом, и вся колония приобретает форму массивного монолита. Такие колонии образуются среди гидрокораллов, у которых обычный хитиновый скелет пропитан известью и значительно утолщен, и у шестилучевых рифообразующих кораллов. Мощные коралловые полипняки образуют рифы и даже целые коралловые острова. Недаром всего 200 лет назад считалось, что коралловые рифы принадлежат к неорганической природе, представляя собой минеральные конкреции. Строение полипов и характер расположения их на ветвях колоний тесно связаны с формой самой колонии, а также с питанием. Большинство колониальных кишечнополостных питается мелкими планктонными животными. У наиболее примитивных колоний (в виде стелющейся на грунте пластинки) полипы приобретают вытянутую цилиндрическую форму или высоко поднимаются на тонкой ножке. Такое приподнятое над пластинкой положение полипов облегчает им ловлю добычи. Однако длинная ножка или вытянутая форма полипа делает их более уязвимыми для тех хищников, которые ими могут питаться. Поэтому эволюция колониальных форм шла в направлении приобретения древовидных стволов и одновременно сокращения длины ножки. Многие стелющиеся колонии находят более

удобный способ для успешного облова придонных вод, поселяясь на стволах других колоний кишечнополостных. При этом необходимость образования ножек или собственных прямостоящих стволов у таких кишечнополостных отпадает, а отдаление от грунта осуществляется благодаря использованию стволов и ветвей других колоний. Колонии-эпифиты встречаются среди гидроидов и зоантарий. У наиболее высокоорганизованных гидроидов, образующих крепкие древовидные или простые колонии, ножки полипов исчезают полностью, а чашечки прирастают одной стороной к стволу или же полностью погружаются в толщу ветви или ствола. Полипы восьмилучевых кораллов способны втягиваться в тело колонии или защищены специальными скелетными образованиями.

Успешность облова водного пространства полипами зависит не только от того, насколько высоко они приподняты над грунтом, но и от общей формы колонии. Представим себе густо и беспорядочно разросшийся куст гидроида и сравним положение полипов, сидящих на концах ветвей и в самой их чаще. Естественно, что те полипы, которые расположены на концах ветвей, находятся в более выгодных условиях и скорее могут поймать добычу. Поэтому дальнейшее упорядочение ветвей, о котором мы уже говорили, способствует лучшему питанию колоний. Но одного этого тоже недостаточно. Упорядочение ветвей коррелятивно связано с упорядочением положения на них отдельных полипов. Если полипы будут сидеть слишком тесно, они будут мешать друг другу при ловле добычи. Гораздо успешнее должен проходить лов добычи при расположении полипов в продольных рядах и в шахматном порядке. И действительно, большинство колоний кишечнополостных имеет двухрядное положение полипов. У многих гидроидов, кроме того, часто встречается такое положение полипов, при котором отверстия их чашечек попеременно направлены в разные стороны. Удвоением рядов могли возникнуть колонии с четырьмя и более рядами полипов. В наиболее высокоорганизованных колониях наблюдается многорядное положение полипов обычно в шахматном порядке. Однако известны случаи, когда расположение полипов в один ряд дает колонии значительно большие преимущества, чем многорядное. Среди колоний коралловых полипов мы находим и такие, полипы которых расположены в полном беспорядке. Однако в этом случае наблюдается отчетливая разноэтажность венчиков щупалец, обеспеченная разной длиной ловчих полипов. При этом ни один из полипов, даже полностью расправивший свои щупальца, не мешает своему соседу — в одном и том же этаже полипы сидят на достаточном расстоянии друг от друга.

Итак, исследование строения колоний гидроидных и коралловых полипов показывает, что в природе отчетливо выражено стремление к упорядочению ветвей и полипов и увеличению их числа. Для некоторых групп кишечнополостных обнаружена определенная связь между числом особей в колонии и размерами отдельных полипов. Как правило, чем больше особей в колонии, тем меньше их размеры. Колонии одного и того же вида, обитающие в полярных районах, обладают меньшим числом ветвей и полипов, чем колонии, живущие в теплых водах. Размер полипов у первых заметно крупнее, чем у вторых. Особенно отчетливо протекает увеличение размеров у видов, завоевывающих большие глубины океана. Используя многие роды морских перьев, имеющих своих представителей как в мелководной, так и глубоководных зонах океанов, можно построить яркие морфологические ряды, иллюстрирующие этот процесс. Так, у преимущественно мелководного вида рода Kophobelemnon — K. stelliberum, высота колоний которого достигает 300—350 мм, на стволе можно насчитать несколько десятков полипов. В расправленном состоянии они достигают длины 6—10 мм. У близкого, но более глубоководного вида K. pauciflorum, обитающего на глубине 1000—3500 м, колонии достигают 140 мм в высоту, количество же полипов при этом сокращается в десятки раз. Чаще всего на стволе этих колоний образуется всего три полипа, длина которых в расправленном состоянии достигает 22 мм. Наконец, экспедицией на судне «Витязь» во многих местах Тихого океана и в Беринговом море на глубинах от 2843 до 4070 м были найдены многочисленные колонии дотоле неизвестного вида K. biflorum, на стволе которого имелось только два очень крупных полипа. Высота этих колоний достигала 150 мм, а длина полипов в расправленном состоянии — 33 мм. Во время плавания «Витязя» в Индийском океане удалось поднять с глубины 3500 и 4800 м две очень интересные колонии *умбеллул*, также оказавшиеся представителями нового вида. На вершине ствола умбеллул имелся лишь один полип, но огромных размеров. В расправленном виде длина его достигала 125 см!

До сих пор говорилось о колониях с точки зрения их общего плана строения. Теперь нужно остановиться на еще одном очень важном свойстве колоний кишечнополостных. У этих своеобразных животных полипы далеко не всегда бывают одного и того же строения. Очень часто отдельные полипы имеют различную форму и играют различную роль в жизни колонии. Колонии, на которых образуются разные по строению и функциям полипы, называют полиморфными. Чаще всего полиморфизм наблюдается среди гидроидов. В силу весьма характерного для этих кишечнополостных чередования поколений, или метагенеза, на колониях, кроме питающих полипов, отпочковываются и особи медузоидного поколения. Полипы, которые приспособлены для отпочковыва-

ния медуз, значительно отличаются от обычных питающих колонию полипов. Они лишены щупалец и ротового отверстия. Но полиморфизм может идти гораздо дальше. Тогда на ценосарке образуются чрезвычайно сильно видоизмененные полипы, несущие защитную функцию. Они имеют форму простых или разветвленных нитей, также без рта и щупалец. Но у них особое развитие приобретают стрекательные капсулы, с помощью которых полипы могут поражать врага или добычу. Такие полипы, называемые дактилозоидами, располагаются в определенном порядке вокруг питающих полипов и полипов, производящих медуз. Полиморфизм свойствен и многим восьмилучевым кораллам. Но здесь он имеет ограниченный размах, поскольку функция полового размножения в основном переходит к обычным кормящим полипам, или аутозоидам, а медузоидное поколение вообще отсутствует. В отношении коралловых полипов правильнее говорить не о их полиморфизме, а о диморфизме, так как на большинстве их колоний образуются полипы лишь двух типов: упомянутые выше аутозоиды и очень мелкие полипы, часто совсем лишенные щупалец, носящие название сифонозоидов. У этих зооидов перегородки в кишечной полости, столь характерные для коралловых полипов, значительно редуцированы, зато сифоноглиф развит очень сильно. Сифонозоиды не могут добывать пищу и переваривать ее. Функция сифонозоидов заключается в том, что они при помощи биения ресничек сифоноглифов создают мощный ток воды в системе каналов, связывающих между собой отдельные части колонии. С этим током воды по колонии разносятся питательные вещества и необходимый для дыхания кислород. Таким образом, у восьмилучевых кораллов полиморфизм полипов выражен слабо. У колониальных шестилучевых кораллов полиморфизм и вовсе не наблюдается.

Высший тип полиморфных колоний не гидроиды и коралловые полипы, а очень своеобразная группа свободноплавающих кишечнополостных — *сифонофоры*. Эти колониальные животные, которые чрезвычайно разнообразны по строению, окраске и внешнему виду, состоят из полого ствола, на котором выпочковываются многочисленные полипоидные и медузоидные особи, выполняющие различные функции и отличающиеся друг от друга формой и строением (рис. 145). Самая верхняя часть колонии преобразована в пневматофор, или плавательный пузырь. Он может быть очень маленьким (1—20 мм), но иногда достигает 20—30 см. Форма пневматофора варьирует от почти шаровидной, овальной или грушевидной до ассимметричной. Иногда на его поверхности образуются различные выросты и гребни. В большинстве случаев пневматофор служит гидростатическим аппаратом. Сифонофоры могут регулировать количество содержащегося в нем газа, выпуская его через пору, снабженную замыкательной мышцей, или вновь вырабатывая особыми железистыми клетками. Увеличивая или уменьшая объем пневматофора, сифонофора способна подниматься к водной поверхности либо опускаться вглубь. Для некоторых видов, обитающих на поверхности моря, пневматофор служит парусом. Сразу же под пневматофором у большинства сифонофор выпочковываются медузоидные особи — нектофоры, или плавательные колокола (от 10 до 400 в каждой колонии). Последовательно сокращаясь и расширяясь, они передвигают колонию в горизонтальном направлении, но могут, так же как пневматофор, способствовать перемещению сифонофоры вверх или вниз.

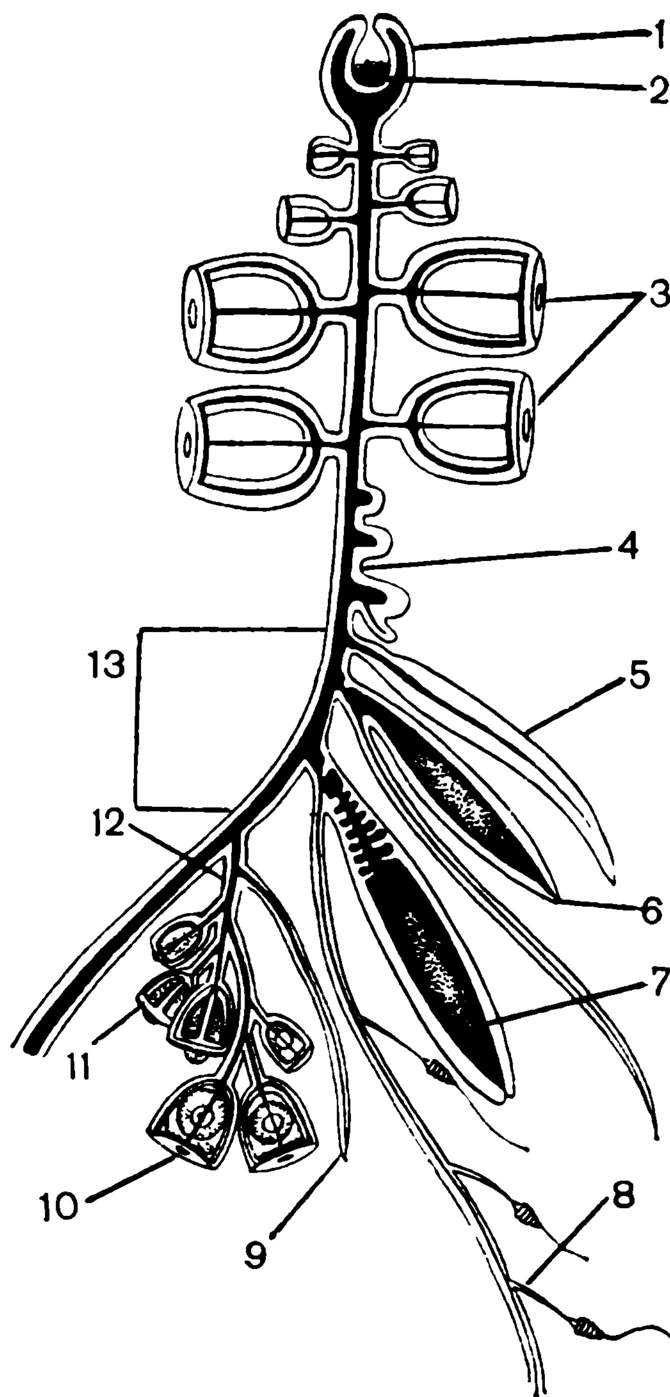


Рис. 145. Строение колонии сифонофоры:

1 — пневматофор; *2* — газовая железа; *3* — нектофоры; *4* — ствол колонии; *5* — кроющая пластинка; *6* — пальпон со щупальцем; *7* — гастрозоид; *8* — арканчик; *9* — щупальце гонозоида; *10* — женские гонофоры; *11* — мужские гонофоры; *12* — гонозоид или половой медузоид; *13* — кормидий.

В нижней половине ствола размещаются остальные особи колонии. Среди них можно различить питающие полипы — гастрозоиды, у основания каждого из которых имеется лишь одно длинное щупальце, называемое арканчиком. Арканчик, как правило, ветвится, и на его ветвях находятся скопления стрекательных клеток. Кроме гастрозоидов, у многих сифонофор имеются другие полипы — пальпоны и цистозоиды. Они устроены проще гастрозоидов и лишены рта. Их щупальца не ветвятся, но, так же как арканчики, снабжены стрекательными клетками. Предполагается, что цистозоиды, имеющие терминальную пору, выполняют выделительную функцию. Пальпоны же, вытянутые и полые внутри придатки колонии, ранее считались чувствительными. Сейчас установлено, что в них осуществляются процессы внутриклеточного пищеварения. У большинства колоний сифонофор имеются также очень сильно измененные медузоидные особи — кроющие пластинки, играющие защитную роль. Наконец, постоянная составная

часть колонии — особи, несущие функцию полового размножения. Они могут иметь вид хорошо развитых медузок с радиальными каналами и ротовым хоботком, в стенках которого формируются половые продукты. У некоторых сифонофор такие медузоиды даже могут отрываться и свободно плавать, пока половые продукты в них не созреют. Но гораздо чаще зонтик медузоидов редуцируется и даже срастается с ротовым хоботком.

У наиболее сложно устроенных сифонофор часть из перечисленных особей располагается на стволе небольшими группами, называемыми к о р м и д и я м и. В каждый кормидий обязательно входят полипы, выполняющие функции питания, и половые медузоиды. Кормидии могут отделяться от основной колонии и вести самостоятельную жизнь. Прежде их нередко принимали за самостоятельные виды сифонофор.

В процессе постепенного усложнения строения колоний кишечнополостных отдельные полипы все больше теряют индивидуальное значение и лишь выполняют ту роль, которая определяется всей колонией в целом. Особенно отчетливо такая подчиненность отдельных полипов проявляется в полиморфных колониях. Полипы в таких колониях не способны вести самостоятельный образ жизни. В полиморфных колониях функции ее членов строго распределены между собой и вместе с тем тесно связаны. Постепенная интеграция колоний наблюдается во всех основных группах кишечнополостных. В классе гидроидных наиболее совершенны в этом отношении сифонофоры. Их полиморфная колония превратилась в настоящий самостоятельный организм, способный к активному направленному передвижению. Среди коралловых полипов высшей степенью подчинения отдельных членов всей колонии в целом обладают морские перья, также превращающиеся в сложный организм. Для морских перьев также характерна способность к самостоятельному активному передвижению по грунту, способность укрепляться в нем. К сифонофорам и морским перьям уже вполне приложимо понятие «особь», ибо эти колонии представляют собой единое морфофизиологическое целое. При столь высоком уровне интеграции развитие колоний подчиняется закономерностям, управляющим эволюцией организмов. Мы имеем в виду явления о л и г о м е р и з а ц и и и п о л и м е р и з а ц и и, раскрытые выдающимся отечественным зоологом В. А. Д о г е л е м (1882—1955). Суть этих явлений сводится к тому, что в теле животного сначала происходит множественная закладка однозначных по форме и функции органов, в процессе эволюции сопровождающаяся уменьшением их числа, упорядочиванием расположения, усложнением строения и увеличением размеров, т. е. олигомеризацией. Это обусловлено как усилением выполняемой ими функции, так и разделением функций. В дальнейшем возможны и процессы полимеризации, т. е. вторичное увеличение числа однозначных органов.

Сравнивая колонии с организмами, а составляющие их особи с органами, можно отметить, что у низших гидрозоев особи в колониях довольно многочисленны и расположены беспорядочно, что и является основной предпосылкой для их олигомеризации. В простейшем случае все полипы имеют совершенно одинаковое строение и физиологически однозначны. Каждый их них способен захватывать и переваривать пищу, выпочковывать медуз и выполнять защитную роль. Таковы колонии Coryne (рис. 142). По мере эволюции таких колоний происходит уменьшение числа составляющих их особей и возникают колонии всего с 20—30 (как у Tubularia simplex) или с 2—7 полипами (например, у T. indivisa), размеры которых значительно увеличиваются. Усложняется и строение их гастральной полости, а число щупалец, которые к тому же становятся более длинными, возрастает. Все это обусловлено усилением функции питания, ранее распределявшейся между большим числом полипов, а теперь выполняемой лишь немногими из них. Помимо редукции (исчезновения) части особей, олигомеризация их происходит и вследствие изменения функций. У многих гидроидов функция питания сохраняется лишь у части полипов, тогда как другие особи превращаются в защитные или специализируются для выпочковывания медуз. Число кормящих полипов при этом значительно уменьшается. Таким образом, полиморфизм колоний представляет собой одно из проявлений олигомеризации. Подобные примеры можно найти и у сифонофор, и у других колониальных кишечнополостных, в первую очередь у морских перьев, отличающихся высоким уровнем интеграции колоний (с. 207). Вероятно, не меньшую роль в эволюции колониальных кишечнополостных играют и процессы полимеризации. У гидроидных полипов, например, неправильное расположение особей с неодинаковым расстоянием между ними свойственно лишь примитивным колониям. Одной из первых ступеней эволюции таких колоний является не только упорядочивание расположения особей (гидрантов), но и связанное с этим увеличение числа их рядов на ветвях и числа самих ветвей. Это, несомненно, проявление полимеризации, от которой зависит интенсивность питания всей колонии.

Как же осуществляется общая регуляция деятельности колоний? Этот вопрос еще ждет решения. Многие эксперименты и наблюдения свидетельствуют о том, что общий регуляторный механизм в колониях существует и оказывается тем сложнее, чем больше степень интеграции колонии. В простейших случаях, например в колониях гидроидов, у которых нервная система находится на очень низкой стадии развития, регуляторная де-

ятельность едва выражена. Это объясняется, видимо, тем, что отдельные полипы колоний связаны между собой только ценосаркальными каналами. Во всяком случае, о наличии общеколониальной нервной системы у гидроидов никаких сведений до сих пор нет, раздражение одного из полипов колонии не передается остальным. В наиболее просто устроенных колониях коралловых полипов общеколониальная нервная система также отсутствует, и передача раздражений осуществляется только по ценосаркальным каналам. Но благодаря особенностям проводящей системы передача раздражения осуществляется на более высоком, чем у гидроидов, уровне. Например, раздражение одного из полипов колонии Alcyonium уже передается соседним полипам. Правда, волна сокращения полипов при этом распространяется удивительно медленно и, как правило, захватывает только веточки, расположенные в непосредственной близости от того полипа, к которому было приложено раздражение. По мере усложнения строения колоний и их интеграции усложняется и нервная система кишечнополостных. У полиморфных колоний высшего типа уже образуется общеколониальная нервная система, связывающая самые отдаленные друг от друга участки колонии. Нервная система, пронизывающая все тело колонии, наблюдается у сифонофор среди гидроидных и у органчика и морских перьев среди коралловых полипов. У этих кишечнополостных раздражение одного полипа вызывает резкую реакцию всей колонии. Как правило, эта реакция выражается в сокращении колонии. У сифонофор быстро втягиваются щупальца, сокращается пневматофор или плавательные колокола. Организм начинает погружаться или меняет направление движения, стремясь уйти от опасности. Раздражение одного из многочисленных полипов органчика или морского пера распространяется по всей колонии в течение нескольких секунд. При этом если у органчика происходит только втягивание полипов в известковые трубочки, то реакция морского пера оказывается более сложной. Несколькими сильными сократительными движениями базального расширения стебля колония втягивается глубоко в грунт. Сокращается и вся оставшаяся над грунтом верхняя часть. Полипы быстро исчезают в толще ствола, а по всей колонии пробегают волны фосфоресцирующего света.

СИМБИОЗ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ С ДРУГИМИ ОРГАНИЗМАМИ

Для кишечнополостных характерны все типы симбиоза (сожительства) — комменсализм, мутуализм и паразитизм.

Комменсализм. У организмов, ведущих прикрепленный или малоподвижный образ жизни, легко возникают обрастания одних организмов другими. В море всегда можно найти поднимающуюся над грунтом крепкую древовидную колонию какого-нибудь кишечнополостного, ветви которой покрыты разнообразными мшанками, усоногими ракообразными, брахиоподами и асцидиями. И сами кишечнополостные, колониальные и одиночные, часто обволакивают шероховатую грубую поверхность асцидий, прикрепляются к спикулам губок, слоевищам водорослей и т. д. Обычны случаи, когда одни кишечнополостные поселяются на других представителях этого же типа животных. Вместе с тем большинство гидроидов, альционарий, зоантарий и актиний предпочитают какой-нибудь один вид, который и используют в качестве субстрата. Например, колонии гидроида Filellum serpens можно встретить на стволах почти всех других гидроидов, но обычно стелющаяся колония *филеллума* встречается на нескольких видах морских елочек — *сертулярий*. Видимо, таким путем осуществляется в природе переход от безвыборочного обрастания к постоянным формам сожительства, и в первую очередь к комменсализму.

У кишечнополостных чаще всего встречается такая форма сожительства, когда один из партнеров, обычно меньший по размерам, поселяется на теле другого животного. Примеры такого простейшего случая комменсализма можно найти среди гидроидов, альционарий и многих других групп. Так, живущий в Адриатическом море *восьмилучевой коралл* Parerythropodium coralloides обитает почти всегда на ветвях живых колоний *горгонарии* Eunicella verrucosa, а *гидроид* Ptilocedium repens, обитающий в Тасмановом море, приспособился к обитанию на *морском пере* Sarcophyllum. Кстати, это необычный случай комменсализма, ибо морские перья обрастают крайне редко. Любопытно, что окраска комменсала и его хозяина часто совпадает. Окрашенные в желто-коричневый цвет горгонарии Primnoa resedaeformis служат субстратом и защитой для желтоокрашенной формы *актинии* Ptichodactis patula. Эта же актиния, но окрашенная в синий цвет, поселяется только на коричневато-синих колониях другой *горгонарии* — Paramuricea placomus. В приведенных примерах комменсал использовал своего хозяина в основном как субстрат для прикрепления и отдаления от грунта.

Взаимоотношения между партнерами могут быть и более сложными. Один из видов отряда *зоантарий* (Palythoa), не имеющий собственного скелета и укрепляющий стенки тела различными чужеродными органическими и минеральными частицами, является комменсалом обитающей в японских водах горгонарии Corallium inutile. Коралл-хозяин служит для колонии Palythoa прежде всего поставщиком материала для строительства чужеродного скелета — ведь эта зоантария инкру-

стирует стенки тела только известковыми склеритами горгонарий.

Известны и неожиданные формы комменсализма среди актиний. Еще в начале XX в. экспедицией Монакского океанографического института было поймано два экземпляра глубоководной *голотурии* Pseudostichopus villosus. На брюшной поверхности каждой из них ученые обнаружили по одной небольшой актинии Sicyopus commensalis. На обоих экземплярах актинии поселились в одном и том же месте — спереди и немного сбоку от окруженного короткими щупальцами ротового отверстия. Так как голотурии непрерывно ползают по дну, собирая щупальцами частички органического детрита, актинии оказываются в положении авангарда, первыми осваивая новые «охотничьи угодья». Интересно, что под снятыми актиниями на теле голотурий образовались небольшие ямки, в которые комменсалы были как бы запрессованы.

Порой нелегко провести четкую грань между разными формами симбиоза. Любопытен в этом отношении пример сожительства *актиний* с глубоководными *морскими перьями* Kophobelemnon biflorum, впервые найденными на научно-исследовательском судне «Витязь» на глубине более 3000 м на заиленных склонах глубоководных желобов Тихого океана. На каждом из собранных экземпляров K. biflorum были обнаружены одна или несколько актиний, близких к Sicyopus. Эти актинии, поселяясь на поверхности морского пера, безжалостно обращаются со своим хозяином. Они постепенно разрушают своей подошвой мягкие ткани морского пера и все глубже проникают в его тело. Наконец подошва достигает осевого стержня колонии и плотно его обволакивает. Комменсализм подобного типа оказывается губительным для морского пера — все его мягкие ткани отмирают и отваливаются. И тогда комменсал-«победитель» оказывается сидящим на гладком осевом стержне погибшей колонии на высоте 7—10 см над уровнем грунта.

Мутуализм. Высший тип симбиоза — **мутуализм**, который тоже возник из простого обрастания одних организмов другими. При обоюдной выгодности такого сожительства в дальнейшем мог выработаться инстинкт или определенные приспособления, облегчающие встречу организмов-симбионтов. Так, гидроид Hydractinia echinata обычно обволакивает раковины хищных брюхоногих моллюсков, являясь их истинным комменсалом. Но часто H. echinata обрастает и пустые раковины, служащие домиками ракам-отшельникам. Разрастающаяся со временем гидрориза гидроида постепенно превращается в сплошную пластинку, причем край ее выдается над устьем раковины и нависает над телом рака-отшельника. Такое сожительство становится выгодным как для гидроида, так и для рака-отшельника. Постоянное передвижение рака по дну водоема в поисках пищи способствует лучшему газообмену гидроида, а взмученные остатки пищи, пожираемой раком, легко улавливаются и поедаются полипами. Вместе с тем поросль гидроида маскирует раковину, что для рака-отшельника, безусловно, полезно. Кроме того, ему не приходится часто менять свой домик, ибо по мере роста рака разрастается и пластинка гидроризы, служащая надежной защитой. Легко заметить, что описанное сожительство представляет собой простейший случай. Здесь нет активной заинтересованной стороны: гидроид случайно поселяется на раковине-домике, занятой раком-отшельником. Последний не ищет для себя раковины, уже обросшей колонией гидроактиний. Каждый из партнеров — и рак, и гидроид — может существовать вполне самостоятельно.

Классические примеры мутуалистического симбиоза дает сожительство *раков-отшельников* и *актиний*, но и в этих случаях можно различить три ступени постепенного усложнения отношений между партнерами. В простейшем варианте рак-отшельник еще не в состоянии снять поселившуюся на субстрате актинию и перенести на свой домик. Он лишь бросает свой домик, если случайно найдет подходящую пустую раковину с уже поселившейся на ней актинией. Так ведет себя, например, рак-отшельник Eupagurus excavatus, если он случайно натолкнется на подходящую для него пустую раковину, на которой поселилась актиния Calliactis parasitica. Совместная жизнь актинии и рака-отшельника дает несомненные преимущества каждому из партнеров. Актиния без труда улавливает щупальцами взмученные остатки пищи рака-отшельника, в поисках которой он непрерывно движется по дну водоема. Рак же находится теперь под надежной защитой стрекательных капсул актинии — грозного оружия для большинства врагов раков-отшельников. Более высокую ступень в развитии симбиотических взаимоотношений показывает сожительство той же Calliactis parasitica с другим раком-отшельником — Dardanus arrosor. Рак-отшельник не должен искать для себя пустую раковину с уже сидящей на ней актинией. Он способен снять ее с любого субстрата, перенести на свой домик и укрепить на нем. Когда раку-отшельнику прежний домик оказывается мал и он вынужден сменить его на новый, он снимает актинию со старого и переносит на свой новый домик. Для этого рак-отшельник начинает поглаживать актинию ходильными ногами первой и третьей пары. Подошва актинии начинает постепенно отделяться от старой раковины. Раку-отшельнику остается только подставить свой новый домик поближе и перекатить на него актинию. Наиболее ярким примером мутуализма служит сожительство актинии Adamsia palliata и рака-отшельника Eupagurus prideauxi. Адамсия, распространенная в Средиземном море и в умерен-

ных водах восточной части Атлантического океана, ведет самостоятельное существование только в самом начале своей жизни. Молодые адамсии очень редко успевают дорасти до 1 см в высоту: как правило, еще до этого их захватывают раки-отшельники. До сих пор не вполне установлено, способна ли эта актиния и во взрослом состоянии вести самостоятельный образ жизни, если она не вступает по какой-нибудь случайности в симбиоз с отшельником. E. prideauxi использует для домика мелкие раковины хищных моллюсков Nassa и Natica, которые едва прикрывают его мягкое брюшко. Защитить себя от врагов и хищников Eupagurus может только одним способом — вступить в симбиоз с адамсией. Молодой рак находится в постоянных поисках адамсии. В этом ему помогает не столько зрение, сколько осязание и способность улавливать определенные химические раздражения, исходящие от актинии. Как только он обнаруживает одиночную молодую актинию, стремительно бросается к ней. Подойдя к адамсии, Eupagurus крепко схватывает ее клешнями и не отпускает в течение 10 мин. Тогда подошва молодой адамсии постепенно начинает отделяться от субстрата. После этого рак, не разжимая клешней, переносит ее на свой домик.

Когда молодой рак-отшельник, еще не успевший обзавестись спутницей, встречается со своим более удачливым сородичем, он моментально вступает с ним в бой за обладание адамсией. Если обороняющийся оказывается слабее, он бросает раковину и пускается в бегство, оставляя агрессору и свой дом и свою актинию. Рак-отшельник E. prideauxi укрепляет адамсию на раковине так, чтобы ее ротовой диск был направлен вперед, а все ее тело находилось сзади и чуть ниже ротового аппарата самого рака. При таком положении актиния без труда может улавливать и поедать остатки пищи, пожираемой раком. Вместе с тем такое положение актинии заставляет ее со временем изменить форму тела. Дело в том, что рост ее не может идти равномерно во все стороны. Распространению подошвы по раковине дальше вниз и назад препятствует постоянное трение раковины о грунт. Не может актиния расти и вперед — этому мешают находящиеся в движении ноги рака. Актиния разрастается вбок и вверх, вдоль края устья раковины. Тело ее поэтому приобретает полулунную форму. После укрепления адамсии на раковине меняется не только форма ее тела, но и ее окраска. Молодые адамсии окрашены в яркий розово-красный цвет. Но у взрослых адамсий, вступивших в симбиоз с пагурусом, окраска тела меняется и становится желто-розовой, различных оттенков, но такой же, как и окраска головогруди и верхних члеников ходильных ног рака. Наиболее ярко окрашены спинные лопасти подошвы актинии; ближе к бокам они светлеют. Ротовой диск и щупальца, невидимые

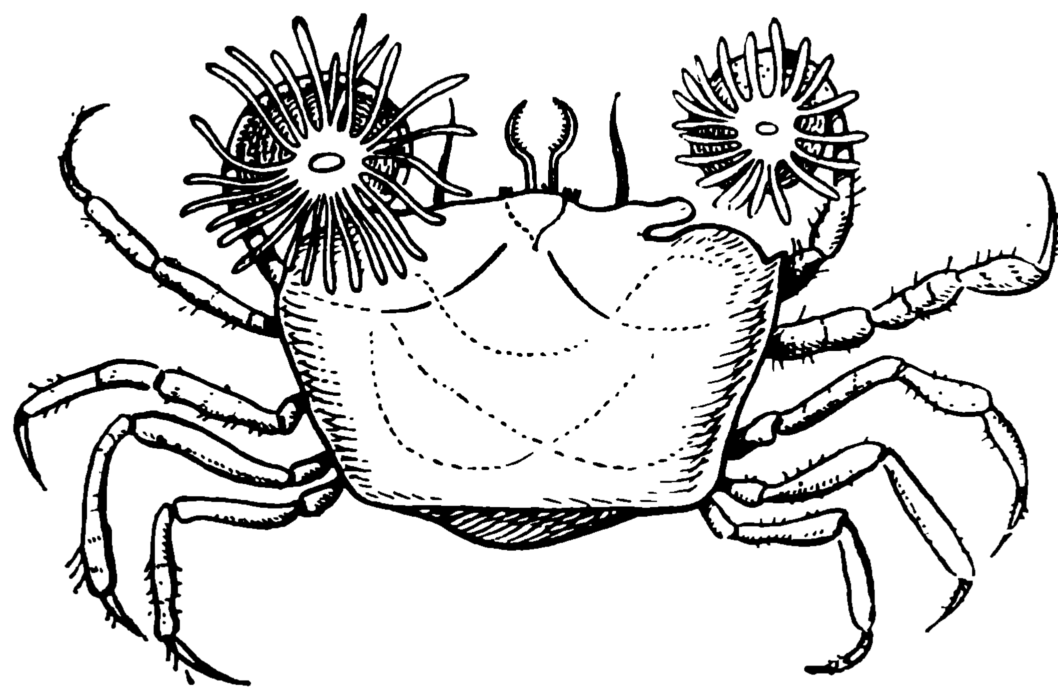


Рис. 146. Крабик, носящий в клешнях актиний бунодеопсис (Bunodeopsis).

сверху, почти совсем лишены окраски (цв. табл. 22). У адамсии есть крайне полезное для рака-отшельника свойство: подошва ее выделяет плотную пластинку, которая быстро твердеет. По мере роста актинии эта пластинка перерастает край устья раковины и нависает над телом рака. Объем домика тем самым все время увеличивается и раку не приходится менять его. Получается, что адамсия в конце концов сидит не столько на поверхности первоначального убежища рака, сколько на твердом кольце вокруг его тела, которое сама и построила. Интересно, что другая актиния — Stylobates aeneus надстраивает над раковиной, в которую прячет брюшко ее хозяин Parapagurus doffleini, не просто кольцо, а «раковину», по форме неотличимую от таковой брюхоногого моллюска. Взаимная выгодность симбиоза Adamsia palliata и Eupagurus prideauxi очевидна. Рак-отшельник, почти все тело которого оказывается не прикрытым раковиной, давно стал бы жертвой какого-либо хищника, если бы он не был надежно защищен актинией. Даже такие свирепые хищники, как головоногие моллюски, не смеют нападать на отшельника, боясь страшного оружия адамсии — ее стрекательных нитей. Адамсия в свою очередь не заботится о пище — это прямая обязанность ее хозяина. Постоянное передвижение рака по грунту также весьма выгодно для актинии, так как это улучшает условия газообмена.

Существуют и другие формы симбиоза между актиниями и ракообразными. Один из средиземноморских крабов известен тем, что он постоянно держит в клешнях двух актиний, которые служат ему одновременно и защитой от врагов, и орудием добывания пищи (рис. 146). Щупальцами, вооруженными стрекательными капсулами, актиния схватывает проплывающую добычу. Но ее хозяин-краб беззастенчиво отбирает часть добычи для себя. Единственное преимущество актинии, ведущей такой образ жизни, заключается в том, что она все время перемещается с одного места на

ПОДПИСИ К ЦВЕТНЫМ ТАБЛИЦАМ 15—22

Таблица 15. Гидромедузы:

1 — Meator rubatra;
2 — Calycopsis nematophora;
3 — Rathkea jaschnowi;
4 — Corymorpha flammea;
5 — Cladonema myersi;
6 — Coryne tubulosa;
7 — Coryne princeps;
8 — Aequorea forskalea;
9 — Halopsis ocellata.

Таблица 16. Гидромедузы:

1 — Gonionemus vertens vertens;
2 — Crossota brunnea;
3 — Aglantha digitale;
4 — Pantachogon haeckeli;
5 — Haliscreas minimum;
6 — Botrynema brucei;
7 — Aeginura grimaldii;
8 — Aegina rosea.

Таблица 17. Гидрокораллы:

1 — обломок колонии Stylaster gemmascens alascanus;
2 — колония Errina porifera;
3 — ветвь Allopora granulosa;
4 — колония Errina antarctica;
5 — колония Allopora brochi;
6,7,8 — цветовые вариации Allopora solida;
9,10,11 — цветовые вариации Errinopora stylifera;
12 — колония Allopora boreopacifica;
13 — колония Allopora purpurata.

Таблица 18. Парусники (Velella) в Тихом океане:

1 — парусник с сидящим на нем крабиком планес (Planes) и пожирающими мягкие ткани парусника морской уточкой (Lepas fasciculatus) и моллюском глаукусом (Glaucus);
2 — парусник с сидящим на его нижней стороне моллюском янтиной (Janthina);
3 — парусник с икрой летучей рыбы;
4 — скелет парусника с молодью морской уточки;
5 — плывущая янтина, прикрепившаяся к собственному поплавку;
6 — крабик планес на поплавке, брошенном янтиной;
7 — клоп-водомерка (Halobates).

Таблица 19. Представители класса сцифоидных медуз (Scyphozoa):

1 — аурелия ушастая (Aurelia aurita);
2 — корнерот (Rhizostoma sp.);
3 — цианея обыкновенная (Cyanea capillata);
4 — цианея, захватившая аурелию.

Таблица 20. Сцифоидные медузы (Scyphozoa):

1 — плывущая антарктическая сцифоидная медуза;
2 — сидячая сцифомедуза — восьмирук (Lucernaria quadricornis).

Таблица 21. Глубоководные медузы:

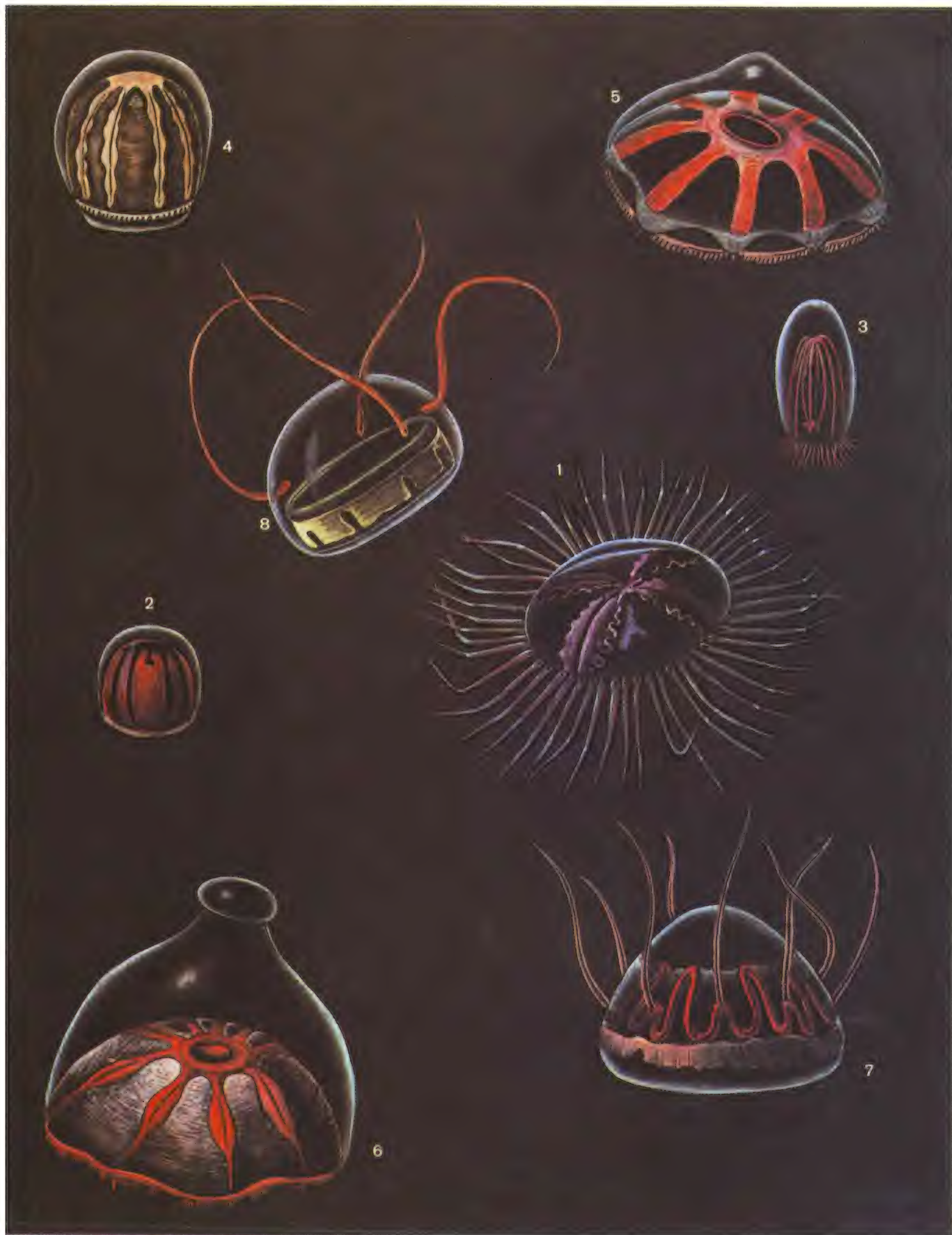
1 — Botrynema brucei;
2 — Atolla wyvillei;
3 — Meator rubatra;
4 — Crossota brunnea;
5 — Pantachogon haeckeli;
6 — Periphylla hyacinthina;
7 — Halicreas minimum;
8 — Aeginura grimaldia.

Таблица 22. Коралловые полипы на дне Средиземного моря:

1 — лошадиные актинии (Actinia equina);
2 — сидячая сцифоидная медуза (Lucernaria campanulata);
3 — благородный коралл (Corallium rubrum);
4 — актиния анемон (Anemonia sulcata);
5 — актиния морская гвоздика (Metridium senile);
6 — актиния кондилактис (Condilactis aurantiaca);
7 — актиния алиция (Alicia mirabilis);
8 — коралл органчик (Tubipora);
9 — цериантария (Cerianthus membranaceus);
10 — коралл морская рука (Alcyonium);
11 — морское перо (Pennatula phosphorea);
12 — рак-отшельник дарданус (Dardanus arrosor) с актиниями каллиактис (Calliactis parasitica);
13 — рак-отшельник (Eupagurus prideauxi) с актинией адамсия (Adamsia palliata).



5
9
7
3
6
2
1
4
8


4
5
3
8
1
2
6
7


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Таблица 18. Парусники (Velella) в Тихом океане

Таблица 19. Представители класса сцифоидных медуз (Scyphozoa) ▶







1

2

3

4





1



2




1
2
3
4
5
6
7
8

Таблица 22. Коралловые полипы на дне Средиземного моря



другое. Симбиоз в данном случае носит несколько однобокий характер.

Существует и не менее интересный симбиоз актинии и рыб (цв. табл. 30). На мелководье западного побережья Австралии обитают самые крупные в мире актинии Stoichactis, ротовой диск которых достигает в диаметре 1,5 м. На поверхности диска несколькими концентрическими рядами располагаются бесчисленные щупальца этих актиний. Среди щупалец или в непосредственной близости от них держится парочка очень ярко окрашенных рыбок — *амфиприонов*. По наблюдениям ряда авторов, невозможно найти ни одной актинии, возле которой бы не держались эти рыбки, так же как и рыбок вдали от актиний. Даже в поисках добычи рыбки никогда не удаляются более чем на 1 м. При малейшей опасности они прячутся в «лесу» длинных щупалец актиний. Если в аквариум с актинией и амфиприонами посадить хищных рыб, то они могут жить вместе очень долго, но стоит убрать актинию, как амфиприоны становятся жертвой хищных рыб. Амфиприоны не умеют ни быстро плавать, ни находить защиту в водорослях, а их очень яркая окраска и красивый рисунок из белых и черных полос на красном или золотистом фоне слишком заметны для врага. В естественных условиях эта же яркая окраска идет на пользу рыбкам, привлекая к ним добычу. Так как рыбки хватают добычу в непосредственной близи от щупалец и ротового отверстия актинии, здесь же поедают ее и, естественно, теряют ее остатки, они тем самым снабжают пищей и актинию. Кроме того, держась среди щупалец, рыбки постоянным биением плавников создают токи воды, улучшающие условия газообмена актинии.

Долгое время оставалось загадочным, почему яд стрекательных капсул актинии безвреден для ее сожителей. Амфиприоны при малейшей опасности безбоязненно прячутся среди ее щупалец, тогда как любая другая рыба такой же величины при соприкосновении с ними смертельно поражается. Лишь недавно удалось раскрыть механизм защиты амфиприонов от воздействия стрекательных клеток их хозяина. В щупальцах актиний вырабатывается особое вещество — ингибитор, тормозящий реакцию выстреливания стрекательных нитей. Амфиприоны неуязвимы потому, что в слизи, покрывающей их тело, накапливается этот ингибитор, причем не сразу, а постепенно. Вот почему, приближаясь к актинии, рыбы сначала ведут себя очень осторожно, лишь затем становятся смелее и в конце концов забираются в глубь «леса» щупалец актинии.

Для многих кишечнополостных характерен мутуалистический симбиоз с одноклеточными пиррофитовыми водорослями, которые поселяются внутри клеток энтодермы. Это жгутиконосцы перидинеи из рода Symbiodinium, известные под условным наименованием *зооксантелл*. Они встречаются у некоторых сцифоидных как медуз, так и сцифистом (Cassiopea), причем у последних от присутствия симбионтов зависит ход стробиляции. Особенно широко распространены эти водоросли у коралловых полипов — *альционарий*, *горгонарий*, *зоантарий* и *мадрепорарий*.

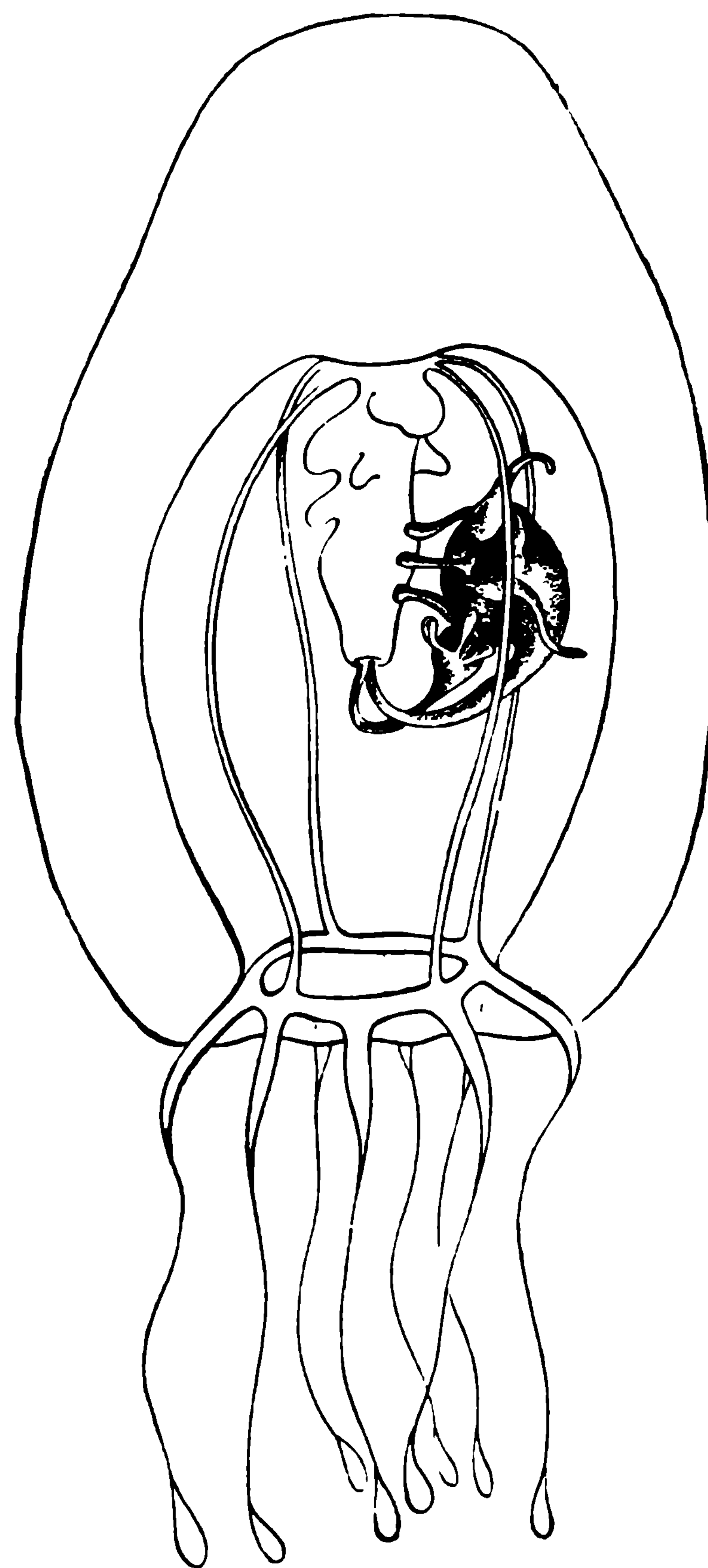


Рис. 147. Личинки трахилиды кунина (Cunina), паразитирующие на гидроидной медузе битотиара (Bythotiara).

Паразитизм. Среди кишечнополостных имеется небольшое число настоящих паразитов. У гидроидных медуз *кунина* (Cunina) и *куноктанта* (Cunoctantha) образовавшаяся из яйца планула оседает не на дно, а на край зонтика некоторых видов других гидроидных медуз из отряда лептолид. Здесь планула превращается в двущупальцевую личинку, которая пробирается к ротовому хоботку хозяина (рис. 147). Вскоре у личинки появляется вторая пара щупалец и ротовой хоботок. Придерживаясь щупальцами за нижнюю сторону зонтика, личинка запускает ротовой хоботок в желудок медузы-хозяина и питается за ее счет. Личинка быстро растет и, размножаясь почкованием, образует подобных себе паразитических четырехщупальцевых личинок. Вскоре внутри зонтика медузы-хозяина оказывается целая группа паразитов. После этого все личинки начинают прев-

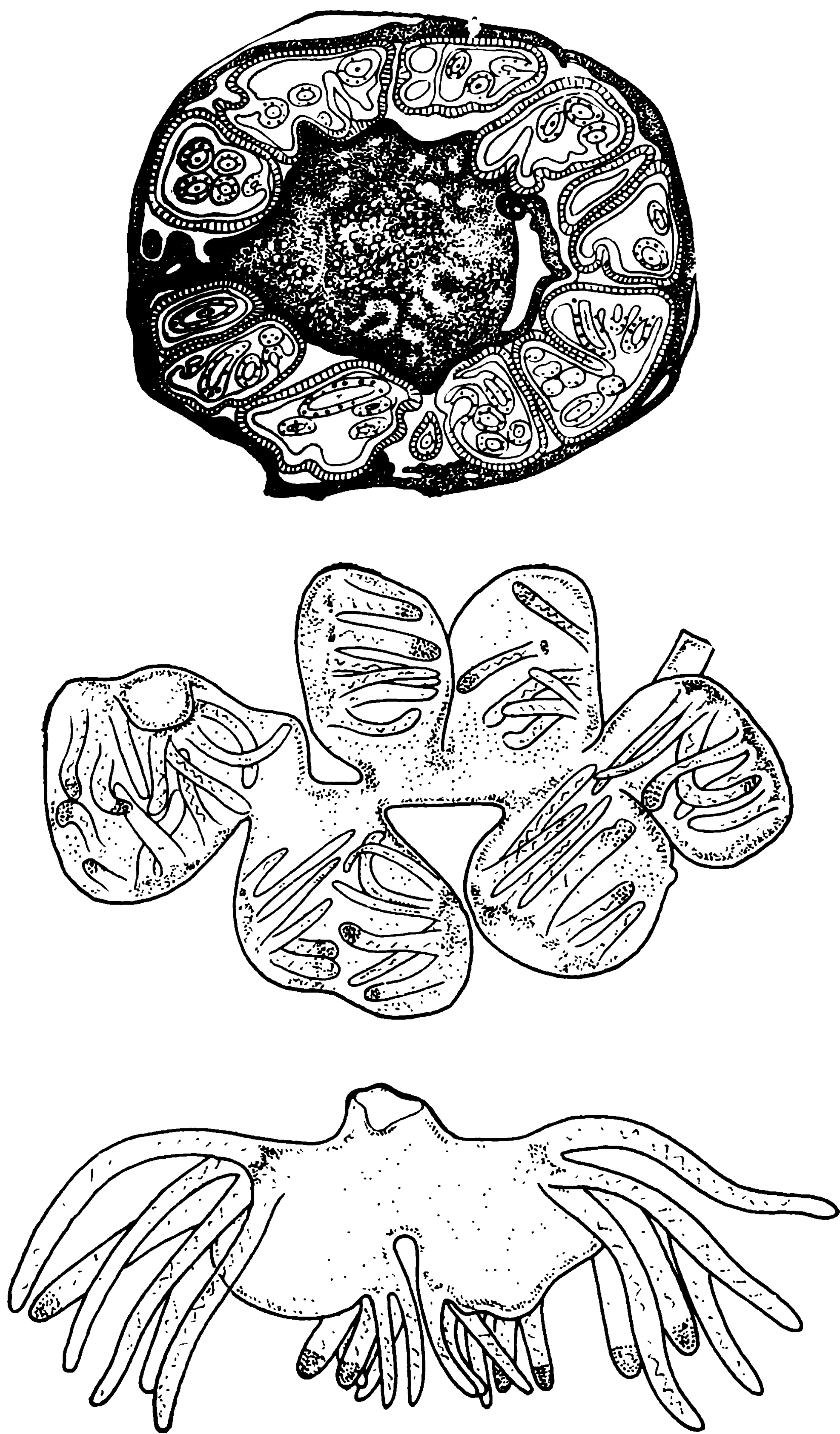


Рис. 148. Паразит икры осетровых рыб полиподиум.
Сверху вниз: паразит в икринке; столон; полип.

ращаться в медуз. У них развивается зонтик, укорачивается ротовой хоботок; они покидают своего хозяина и ведут свободноплавающий образ жизни. Личинки Peachia, Haloclava и некоторых других актиний, обитающих в северных морях, тоже ведут паразитический образ жизни. Они проникают под колокол медуз и присасываются ртом к гонадам, ротовому хоботку или к внутренней поверхности колокола. Прикрепившись, они плавают вместе с медузой до момента их превращения во взрослую особь. Личинки одной австралийской актинии проникают даже в радиальные каналы хозяина.

Наиболее интересный пример паразитизма дает кишечнополостное животное *полиподиум* (Polypodium hydriforme). Это единственный представитель кишечнополостных, паразитирующий в теле позвоночного животного — в икре некоторых осетровых рыб. Впервые полиподиум был обнаружен академиком Ф. В. Овсянниковым (1827—1906) в 1871 г. в икре волжской стерляди. Он обратил внимание на то, что кроме нормальных икринок попадаются также больные, несколько более крупные и светлее окрашенные. Внутри такой икринки сидит полиподиум. Самая ранняя из известных стадий развития паразита — маленькая двуслойная личинка, которая поселяется в развивающейся икринке. По мере роста икринки и накопления в ней желтка развивается и личинка. Она вытягивается в длину, образуя столон, на котором возникают многочисленные выросты — почки. Вскоре в каждой почке появляется по 12 щупалец, обращенных внутрь. На этой стадии паразит обладает весьма своеобразным строением — он как бы вывернут наизнанку. Его пищеварительный слой — энтодерма — расположен снаружи и непосредственно соприкасается с желтком икринки, служащим полиподиуму пищей. Покровный слой — эктодерма — обращен внутрь. Перед наступлением периода нереста рыбы-хозяина слои клеток у паразита принимают нормальное положение. Почки полиподиума при этом выворачиваются, захватывая внутрь гастральной полости остатки желтка из икринки. Когда рыба выметывает икру в реку, вместе со здоровыми икринками в воду попадают и зараженные. В воде паразит выходит из икринки, разорвав ее оболочку, и вскоре после этого распадается на части по числу почек — из каждой развивается двенадцатищупальцевый полип около 1 мм высотой. Из одной зараженной икринки выходит 60—90 полипов. Первое время полипы лишены рта и питаются за счет запасов желтка, но на 4—5-й день у них появляется рот, и полипы щупальцами, усаженными стрекательными клетками, начинают ловить малощетинковых червей, коловраток и других пресноводных животных. Четыре коротких щупальца полипа служат для прикрепления ко дну и для передвижения, более длинными щупальцами полип ловит добычу. В течение всего лета полипы размножаются делением. К осени в теле полипа развиваются половые железы. Полиподиумы раздельнополы, но изредка попадаются гермафродитные особи. Известно, что мужские полипы способны оседать на молоди осетровых рыб и на их тело прикреплять свои гонады. Способы оплодотворения и пути проникновения паразита в икринку половозрелой рыбы пока совершенно непонятны. Полиподиум приносит значительный ущерб, так как зараженная им дорогостоящая икра осетровых рыб теряет товарную ценность. Кроме того, паразит значительно снижает продуктивность осетровых (рис. 148).

Поселяется полиподиум в икре *стерляди*, *осетра*, *севрюги* и *аральского шипа*. Для того чтобы снизить зараженность рыб и препятствовать распрост-

ранению паразитов в другие реки, нельзя выбрасывать зараженную икру в воду, где из нее разовьются полипы, которые будут заражать здоровых рыб. При акклиматизации осетровых нельзя ввозить взрослых рыб, так как они могут быть заражены полиподиумом. Следует использовать тщательно просмотренную здоровую икру.

ЖИВЫЕ ФОНАРИ

Если темной ночью поднять на палубу судна планктонную сеть — специальный прибор для ловли планктонных организмов, она начинает светиться фосфоресцирующим зеленовато-белым светом. За идущим в океане судном остается светящийся след. Даже опущенная в море рука человека начинает светиться. Достаточно посмотреть в лупу или бинокулярный микроскоп на пробу, взятую из планктонной сети, чтобы стало ясно, что причина фосфоресцирующего свечения — планктонные организмы, в первую очередь медузы. Их форма довольно разнообразна: есть медузы в форме тарелочки и в виде шлема, попадаются полушаровидные и конические; у одних медуз многочисленные тонкие щупальца сидят в несколько рядов по краю зонтика, у других щупалец мало, они имеют вид толстых бичей и прикрепляются к спинной стороне зонтика. Здесь есть представители как гидроидных (преимущественно из отряда *трахилид*), так и сцифоидных (относящихся к отряду *корономедуз*). На цветной таблице 21 изображены некоторые наиболее характерные глубоководные медузы. У трахилидных медуз *кроссота* (Crossota) и *пантахогон* (Pantachogon) на краю зонтика много тонких длинных щупалец. Зонтик этих медуз тонкостенный, но мускулистый. Они плавают короткими быстрыми толчками. Все остальные глубоководные медузы плавают очень медленно. Их зонтик имеет толстую, хрящевидную мезоглею, которая затрудняет пульсирующие движения, столь характерные для других медуз. Маленькая глубоководная гидромедуза *меатор* (Meator) вовсе утратила типичную медузоидную форму. Она имеет вид прозрачного шарика с темной сердцевиной. Эти медузы живут на глубине от 1 до 6 км во мраке и холоде. Здесь совершенно нет растений, и потому все глубоководные обитатели либо ведут хищнический образ жизни, либо довольствуются мертвыми, часто даже разлагающимися организмами, которые опускаются на дно из верхних, богатых жизнью слоев воды. На глубинах океана всегда ощущается острый недостаток в пище, и потому все обитатели абиссали постоянно заняты ее поисками. Ограниченные пищевые возможности — одна из главнейших причин бедности глубоководного населения. Совершенно очевидно, что глубоководные животные должны иметь какие-то специальные приспособления, помогающие им отыскивать пищу. Чем лучше эти приспособления обеспечивают питание, тем быстрее размножается глубоководный хищник. Поимка большеротой абиссальной рыбы или полупрозрачного глубоководного головоногого моллюска — важное событие для исследователей. Многие виды глубоководных планктонных червей *немертин* известны лишь по 1—2 экземплярам, а абиссальные медузы попадаются почти в каждой пробе, поднятой с глубины. Что же позволило им так размножиться, занять одно из первых по численности мест среди глубоководных обитателей? На первый взгляд это малопонятно, особенно если учесть медлительность их движений и общую примитивность организации.

Глубоководные медузы не преследуют добычу, а подманивают ее. Питаются они главным образом рачками, но при случае поедают любых других абиссальных животных, привлекая их к себе ярким светом. Все глубоководные медузы имеют красноватую или коричневатую окраску. Наличие красно-коричневого пигмента связано со способностью излучать свет. В этот же цвет окрашены и многие другие светящиеся морские организмы или те части их тела, которые излучают свет. Жироподобное вещество л ю ц и ф е р и н под воздействием фермента л ю ц и ф е р а з ы медленно окисляется, излучая яркий свет. Подобно тому как на свет фонаря слетаются ночные бабочки, на свет медуз собираются рачки, а вслед за ними и другие глубоководные животные, питающиеся рачками. Все они вскоре оказываются в непосредственной близости от длинных подвижных щупалец и становятся добычей светящейся медузы. Таким образом глубоководные медузы собирают улов из большого пространства окружающей их воды. Следует отметить очень высокий коэффициент полезного действия, достигаемый в реакции окисления люциферина, — он равен 50%. При любых других реакциях, дающих свет, на его долю приходятся лишь десятые части процента, а остальная энергия выделяется в виде теплоты.

Способностью светиться обладают также некоторые медузы, живущие у поверхности моря, среди них маленькая гидромедуза *раткеа* (Rathkea), *экворея* (Aequorea) и сцифоидная медуза *пелагия ночесветка* (Pelagia noctiluca). Часто эти медузы появляются в очень больших количествах, и тогда ночью волны кажутся пламенеющими, а на лопастях весел возникают огненные шары — так ярко светятся прилипшие к ним медузы. Из донных кишечнополостных светятся некоторые гидроиды и многие *морские перья*. Однако свечение этих животных, по-видимому, не связано с их питанием, так как они вспыхивают ярким светом только при механическом раздражении. Возможно, способность неожиданно излучать сильный свет — защитная реакция и служит для отпугивания животных, случайно наткнувшихся в темноте на морское перо.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Накоплен многочисленный и многообразный материал по кишечнополостным (известно более 5000 видов ископаемых кораллов). Исследования последних десятилетий, проведенные на разных континентах (на Русской платформе, в долине Эдиакара в Австралии и в других местах), позволили ученым изменить мнение о значении кишечнополостных в геологической летописи. В докембрийское время теперь выделяется огромный по продолжительности (90—100 млн. лет) вендский период, в фауне которого кишечнополостные занимали важное место. Они еще не имели скелета. Сохранились отпечатки крупных бесскелетных полипов, образовывавших массовые поселения, множество отпечатков медуз. Характерной особенностью этой древнейшей фауны был гигантизм. Медузоидные формы нередко достигали более 0,5 м в диаметре, а перистые колонии чарний, предположительно относимых к кишечнополостным, имели свыше 1 м в длину. Считается вероятным, что гигантизм вендских беспозвоночных завел их эволюцию в тупик. По-видимому, в позднем венде были и мелкие бесскелетные формы, потомки которых дали вспышку видообразования в кембрие.

При раскопках докембрийских пород в долине Эдиакара удалось собрать множество образцов ископаемых беспозвоночных. Среди них были отпечатки медуз, мягких восьмилучевых кораллов и коралловых полипов, напоминавших современные морские перья. Тем не менее по палеонтологической летописи очень трудно высказать достаточно обоснованную гипотезу о происхождении и эволюции кишечнополостных. По-видимому, предками современных представителей этого типа были примитивные многоклеточные животные, напоминавшие планулу. К сожалению, остатков этих крошечных существ нет среди палеонтологических находок. Поэтому представить картину ранней эволюции кишечнополостных можно, лишь проводя аналогии и изучая индивидуальное развитие современных животных. Такой путь воссоздания эволюции стал возможен благодаря трудам зоологов русской школы — И. И. Мечникова, В. Н. Беклемишева (1890—1962), А. А. Захваткина (1906—1950), А. В. Иванова (род. в 1906 г.). Мы вправе предположить, что следующим за планулой этапом эволюции кишечнополостных был *полип*. Для многих сидячих организмов характерна способность к образованию колоний. Это позволяет им лучше бороться за существование: полипы сообща ловят и усваивают добычу, сообща защищаются от врагов.

На ранних ступенях развития кишечнополостных произошло разделение их на две крупные ветви. Появились полипы, гастральная полость которых была поделена перегородками на камеры. Это способствовало более интенсивному пищеварению. Впоследствии от этих полипов произошли коралловые полипы и сцифоиды. Те же полипчики, у которых перегородок в кишечной полости не было, дали гидроидных. Однако прикрепленный образ жизни имел и свои недостатки: потомство сидячих животных обычно поселялось рядом с родителями. Это создавало перенаселенность и препятствовало освоению животными новых жизненных пространств. Появление подвижных половых особей (медуз) было очень существенным шагом на пути эволюции кишечнополостных. Эта их особенность наряду с развитием стрекательного аппарата — одна из главнейших причин процветания типа.

Изложенная гипотеза происхождения и эволюции кишечнополостных не единственная. В настоящее время немецким ученым Б. Вернером высказано несколько иное предположение. Хотя Вернер тоже считает первичным полипоидное поколение, он полагает, что в основании эволюционного древа кишечнополостных стоят *сцифоидные* полипы. К такому выводу он пришел, изучая строение сцифистом медуз отряда Coronata — *стефаносцифусов*. Оказалось, что защитная трубочка (скелет) стефаносцифуса очень схожа со скелетом ископаемых сидячих организмов Conulata, близких к сцифоидным.

Примитивные черты в строении гидроидных полипов Вернер рассматривает как результат вторичного упрощения, обусловленного колониальным образом жизни этих животных. Хотя многие положения этой гипотезы в достаточной мере спорны, самый факт сходства стефаносцифуса с конулятами, безусловно, заслуживает серьезного внимания.

Кишечнополостные сумели приспособиться к самым различным условиям жизни в воде. Их находят среди волн морского прибоя и в спокойных водах океанских глубин. Они поселяются в холодных морях Арктики и Антарктики и под палящими лучами тропического солнца. Кишечнополостные живут на дне, в толще воды и плавают на ее поверхности. Некоторые из них перешли к паразитизму и их жизненной средой стал организм животного-хозяина. Кишечнополостные проникают даже в пресные воды, и только воздушная среда, наземное существование оказались для них совершенно недоступными. Эта очень древняя группа организмов, несомненно, является одной из наиболее процветающих. Способность кишечнополостных приспосабливаться к разнообразным условиям жизни позволит им и впредь успешно конкурировать с другими обитателями моря.

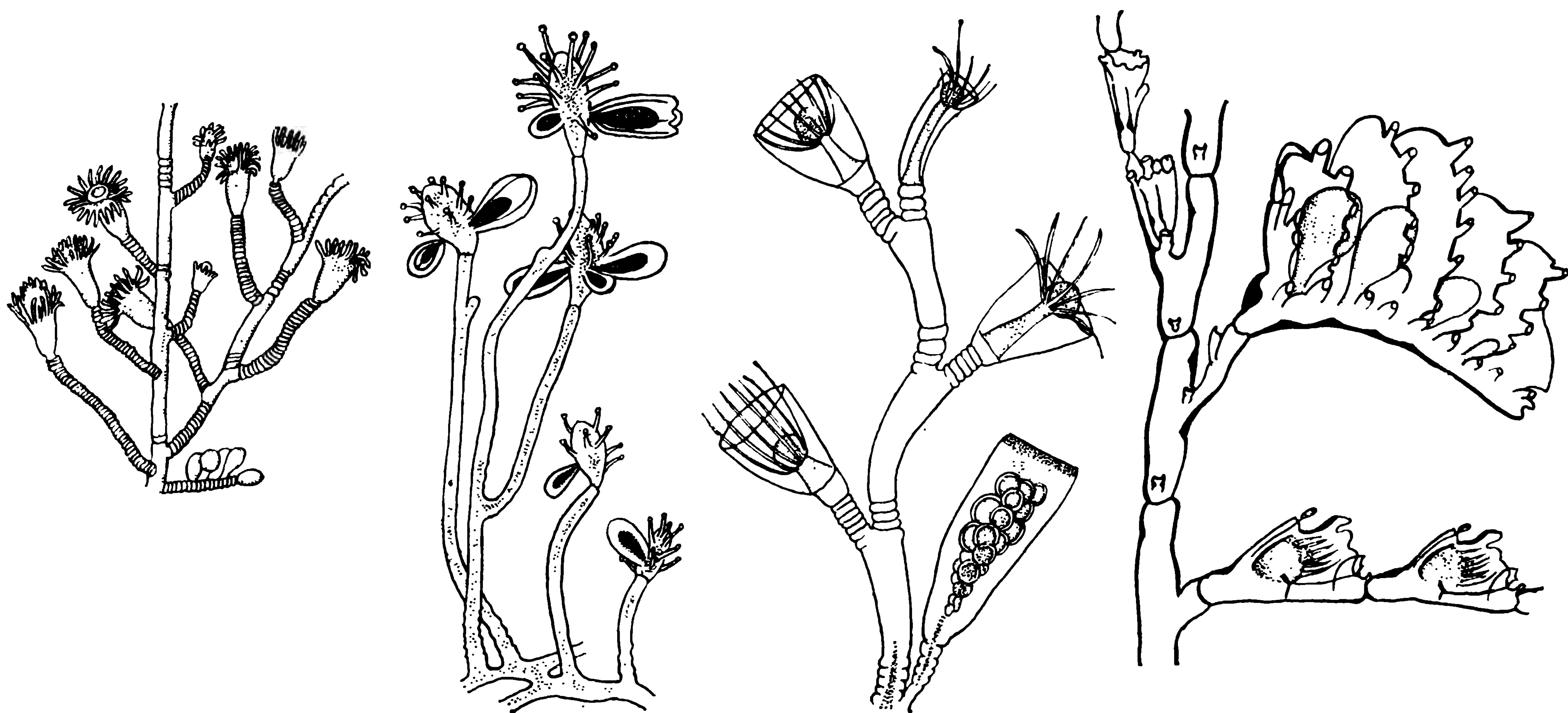
После данной выше общей характеристики кишечнополостных остановимся подробнее на основных классах и отрядах этого обширного типа.

КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ (HYDROZOA)

Растения или животные? Бродя по берегу моря, мы часто видим гряды выброшенных волнами зеленоватых, бурых или коричневых спутанных комков жестких нитей. Очень мало кто знает, что значительная часть этой «морской травы» имеет не растительное, а животное происхождение. Всякий, кто бывал на море, конечно, видел, что все камни, сваи и другие подводные предметы обрастают какими-то нежными кустиками, извивающимися в волнах. Если собрать такие кустики и посмотреть их под микроскопом, то наряду с настоящими водорослями можно увидеть и нечто совсем особенное. Вот перед нами коричневая членистая веточка с розовыми комочками на концах. Вначале розовые комочки неподвижны, но стоит им несколько минут постоять спокойно и они начинают шевелиться, вытягиваться в длину, приобретая форму маленького кувшинчика с венчиком щупалец на верхнем конце тела. Это полипы гидроида *эудендриум* (Eudendrium), живущего в наших северных морях, в Черном море и морях на Дальнем Востоке (рис. 149). Рядом другая, также членистая, но более светлая веточка. Полипы на ней также розовые, но по форме напоминают веретено. Щупальца сидят на теле полипа без всякого порядка, и каждое снабжено на конце маленькой головкой — скоплением стрекательных клеток. Движения полипов медлительны, они то сгибают тело, то медленно покачиваются из стороны в сторону, но чаще сидят неподвижно, широко расставив щупальца — подстерегают добычу. На некоторых полипах можно заметить почки или молодых развивающихся медуз. Подросшие медузки энергично сжимают и разжимают зонтик, тонкая нить, связывающая медузу с полипом, при этом обрывается, и медузка толчками уплывает прочь. Это полипы *корине* (Coryne) и их медузы. Они также обитают и в арктических, и в умеренных морях (цв. табл. 11). А вот еще кустик, полипы на нем сидят внутри прозрачных колокольчиков. Внешне они очень похожи на полипов эудендриум, но ведут себя совершенно иначе. Стоит слегка дотронуться до полипа концом иголки, как он стремительно втягивается в глубь защитной оболочки — колокольчика. На этом же кустике можно найти и медузок: они так же, как полипы, скрыты внутри прозрачной защитной оболочки. Медузы плотно сидят на тонком бесщупальцевом полипе. Это колония гидроида *обелии* (Obelia, цв. табл. 13).

Теперь, когда мы можем отличать гидроидов от водорослей, следует обратить внимание на перовидную колонию *аглаофении* (Aglaophenia). У этого вида, обычного у нас на Черном море, кормящие полипы сидят на веточке в один ряд. Каждый заключен в чашечку — гидротеку и окружен тремя защитными полипами. Свободноплавающих медуз у аглаофении не образуется, а недоразвитые особи медузоидного поколения спрятаны внутрь очень сложного образования — к о р з и н о ч к и (видоизмененной веточки колонии).

Рис. 149. Колонии гидроидов.
Слева направо: эудендриум (Eudendrium); корине (Corуne); обелия (Obelia); аглаофения (Aglaophenia).



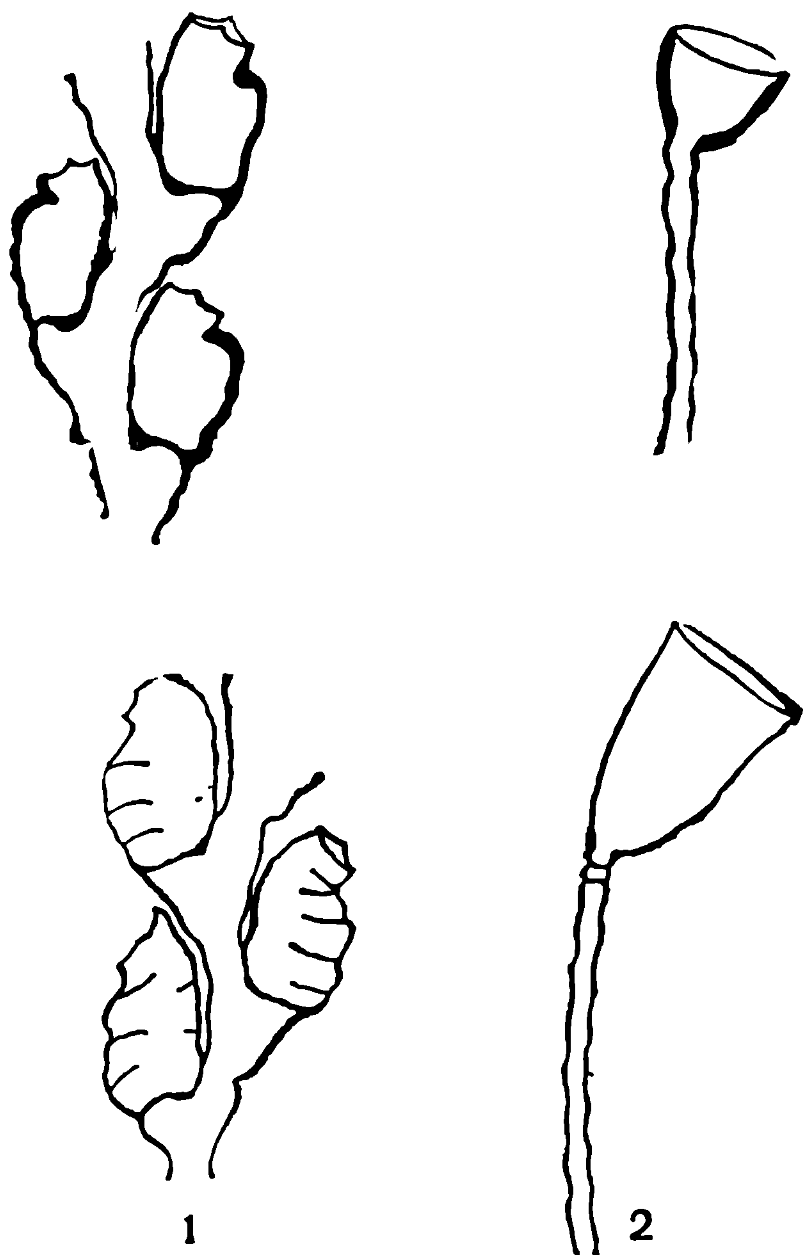


Рис. 150. Литоральные (*вверху*) и сублиторальные формы гидроидов (*внизу*):
1 — морщинистая сертулярелла (Sertularella rugosa); *2* — кампанулярия (Campanularia).

Среда обитания, образ жизни. Гидра — типичное пресноводное животное, лишь в очень редких случаях гидр находили в слабо осолоненных водоемах, например в Финском заливе Балтийского моря, и в некоторых солоноватоводных озерах, если содержание солей в них не превышало $5^0/_{00}$. Гидры живут в озерах, реках, ручьях, прудах и даже в канавах, если вода в них достаточно чистая и содержит большое количество растворенного кислорода. Держатся гидры обычно вблизи берегов, в неглубоких местах, так как они светолюбивы. При содержании гидр в аквариуме они всегда перебираются на его освещенную сторону.

Колонии гидроидов поселяются чаще всего на небольших глубинах — от литорали до 200—250 м и предпочитают каменистый грунт или же прикрепляются к различным деревянным и металлическим предметам. Нередко они очень густо разрастаются на подводных частях судов, покрывая их мохнатой «шубкой». В этих случаях гидроиды приносят значительный вред судоходству, так как такая «шуба» резко снижает скорость судна. Известно немало случаев, когда гидроиды, поселяясь внутри труб морского водопровода, почти совсем закрывали их просвет и препятствовали подаче воды. Бороться с гидроидами трудно, так как эти животные неприхотливы и хорошо развиваются, казалось бы, в неблагоприятных условиях. Кроме того, они отличаются быстрым ростом — за месяц вырастают кустики 5—7 см высотой. Чтобы очистить от них днище корабля, приходится ставить его в сухой док. Здесь корабль очищают от наросших гидроидов, а также полихет, мшанок, морских желудей и других животных-обрастателей. В последнее время стали применять специальные ядовитые краски — покрытые ими подводные части корабля подвержены обрастаниям в значительно меньшей степени.

Гидроиды, поселяющиеся в литоральной зоне, совершенно не боятся прибоя. У многих из них полипчики защищены от ударов гидротекой; на колониях, растущих в самой прибойной зоне, теки всегда значительно толще, чем у тех же видов, живущих поглубже, где прибойные волны не ощущаются (рис. 150). У других гидроидов из прибойной зоны колонии имеют длинные, очень гибкие ствол и ветви, или же они поделены на членики. Такие колонии извиваются вместе с волнами и потому не ломаются и не рвутся.

На бóльших глубинах живут особые гидроиды, не похожие на литоральные виды. Здесь преобладают колонии в форме елочки или пера, многие похожи на деревца, а есть виды, напоминающие ершик. Они достигают высоты 15—20 см и покрывают морское дно густым лесом. В зарослях гидроидов живут черви, моллюски, ракообразные, иглокожие. Многие из них, например рачки морские козочки, находят среди гидроидов убежище, другие, как, например, морские пауки (Pantopoda) не только прячутся в их зарослях, но и питаются гидрополипами. Если поводить вокруг поселений гидроидов мелкоячеистым сачком или, что еще лучше, использовать планктонную сеть, то среди массы маленьких рачков и личинок других беспозвоночных попадутся гидроидные медузы. Это не очень крупные животные, редко они достигают более 10 см в диаметре зонтика, обычно же размеры их 2—3 см, а часто всего 1—2 мм. Гидроидные медузы очень прозрачны. Даже пойманных и помещенных в стеклянную посуду медузок сразу и не заметишь: видны лишь беловатые ниточки каналов и ротовой хоботок. Только внимательно приглядевшись, можно заметить контуры зонтика.

Рассматривая колонию гидроида *корине* (Corуne), мы видели только что отпочковавшихся маленьких медузок этого вида. У вполне сформированной медузы колокольчатый зонтик 1—8 см высотой, четыре щупальца и длинный, червеобразный ротовой хоботок. Резкими сокращениями зонтика медуза быстро передвигается в горизонтальной плоскости или поднимается вверх. Вниз она медленно опускается, застыв в воде с распущенными щупальцами. Гидроидные, как и другие кишечнополостные, — хищники, хотя некоторые из них способны усваивать растворенные в морской воде органические вещества. Питаются они различными водными животными, главным образом планктонными рачками, личинками кольчатых червей и моллюсков или инфузориями. Есть

и бентофаги — некоторые гидроидные полипы ловят и пожирают придонных обитателей (круглые черви или молодь двустворчатых моллюсков).

Способность животных захватывать подвижную добычу определяется характером их пищевого поведения, т. е. комплексом ответных реакций на механические или химические раздражения. У полипов и медуз, вследствие особенностей их образа жизни, эти реакции различаются довольно сильно. Наблюдая за пищевым поведением колониальных гидроидных полипов, можно видеть, как гидрант всем телом наклоняется навстречу добыче, захватывает ее щупальцами и подносит к широко раскрытому ротовому отверстию. Рот открывается под влиянием нервных импульсов, возникающих в ответ на химические раздражения, которые исходят от добычи. В течение 7—10 мин жертва заталкивается в гастральную полость с помощью активных движений части щупалец и сокращений стенок переднего отдела тела. Если поместить полипов и медуз в аквариум с частицами активированного древесного угля, то они отнесутся к этому безразлично. Если же пропитать частицы экстрактом из тканей животных, которыми питаются хищники, они тотчас начинают захватывать угольки и заталкивать их в кишечную полость. Поместив частицы угля на некоторое время в растворы различных органических веществ (глютатион, белки, аминокислоты, сахара и др.), можно установить, какие из них привлекают кишечнополостных, вызывая пищевое поведение, т. е. служат индукторами. Таким способом удалось узнать, что даже близкие виды кишечнополостных, относящиеся к одному семейству (например, гидромедузы Perigominus и Bougainvillia), реагируют лишь на определенные и притом на разные вещества. По-видимому, это следует считать очень важным биологическим приспособлением, которое позволяет медузам и полипам разных видов, нередко поселяющимся в одних и тех же местах, избежать пищевой конкуренции. Каждый вид хищника реагирует на приближение только той жертвы, которой обычно питается.

Морские планктонные рачки — главная пища медузы Corynе — постоянно совершают вертикальные перемещения: днем погружаются в глубины, а ночью поднимаются к поверхности. Они опускаются в более глубокие, спокойные слои воды также и во время волнения моря. В спокойной воде зонтик медузы все время ритмично сокращается, поднимая животное к поверхности. Как только медуза начинает ощущать вызванное волнами движение воды, ее зонтик перестает сокращаться и она медленно погружается в глубину. Свет она различает при помощи глазков, находящихся в основании щупалец. Слишком яркий свет действует на нее подобно волнению — зонтик перестает сокращаться и животное погружается в более темную глубину. Эти простые рефлексы помогают медузе преследовать добычу и спасаться от гибельного для нее волнения моря. Глаза медузы не настолько совершенны, чтобы она могла видеть свою добычу, ловит она ее вслепую. Ее щупальца могут значительно растягиваться, превосходя высоту зонтика в десятки раз. Вся поверхность щупальца усеяна многочисленными стрекательными клетками. Как только к щупальцу прикоснется рачок или другое планктонное животное, оно сразу же поражается стрекательными клетками. Щупальце при этом быстро сокращается и подтягивает добычу ко рту. Длинный хоботок вытягивается в направлении добычи. Если попался более крупный рачок, медуза оплетает его не одним, а двумя, тремя или всеми четырьмя щупальцами.


Рис. 151. Гидроидные медузы:
вверху — корине (Corynе); *внизу* — тиаропсис (Tiaropsis).

Совсем иначе ловят добычу медузы с плоским зонтиком и многочисленными щупальцами, на-

пример *тиаропсис* (Tiaropsis) — гидромедуза размером с двухкопеечную монету, очень обычная в наших северных морях. По краям ее зонтика находится до 300 тонких щупалец. У покоящейся медузы щупальца широко расставлены и охватывают значительное пространство. При сокращении зонтика медуза как бы сметает ими рачков, подгоняя их к середине нижней стороны зонтика (рис. 151). Рот у *тиаропсис* широкий, снабженный четырьмя большими бахромчатыми лопастями, которыми медуза захватывает подогнанных рачков.

Несмотря на незначительную величину, гидроидные медузы очень прожорливы. Они поедают массу рачков и потому считаются конкурентами планктоноядных рыб. Обильная пища необходима медузам для развития половых продуктов. Плавая, они разбрасывают в море огромное количество яиц, которые впоследствии дают начало полипоидному поколению гидроидов.

Практическое значение. Несмотря на широкое распространение морских гидроидных полипов и их многочисленность, практическое использование этой группы животных до недавнего времени не имело существенного значения. Правда, в прошлом веке существовал промысел гидроидов, колонии которых после обработки поступали в продажу под названием «морской мох», используемый для изготовления различных украшений. Однако в самое последнее время были сделаны важные открытия. Выяснилось, что гидроиды могут служить источником получения биологически активных веществ — п р о с т а г л а н д и н о в, применяемых в современной медицине. Кроме того, из гидридов Obelia, широко распространенных в наших морях, удалось выделить особый препарат, названный о б е л и н о м, который имеет большое будущее. Обелин оказался тонким индикатором ионов кальция, с его помощью можно определить физиологическое состояние клеток и тканей. По-видимому, обелин будет использоваться для ранней диагностики различных заболеваний.

ПРЕСНОВОДНАЯ ГИДРА

История изучения. Выше мы назвали кишечнополостных типичными обитателями моря. Это верно для 9000 видов, но около 15—20 видов кишечнополостных живут в пресных водах и в морях не встречаются. Видимо, их предки очень давно переселились в пресные воды. Характерно, что все эти формы как пресноводных, так и солоноватоводных бассейнов относятся только к классу гидроидных и даже только к одному его подклассу — Hydroidea.

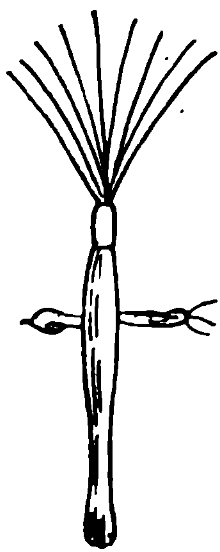




Рис. 152. Первое изображение гидры и кончика ее щупальца (по Левенгуку).

К самым типичным обитателям пресных вод земного шара, часто образующим очень плотные популяции, относится несколько видов *гидр*, составляющих отряд Hydrida.

Первым человеком, который увидел гидру, был изобретатель микроскопа и крупнейший натуралист XVII — XVIII вв. А. Л е в е н г у к (1632—1723).

Разглядывая водные растения, он увидел среди других мелких организмов странное существо с многочисленными «рогами». Он наблюдал также рост почек на его теле, образование у них щупалец и отделение молодого животного от материнского организма. Левенгук изобразил гидру с двумя почками, а также нарисовал кончик ее щупальца со стрекательными капсулами, каким он видел его под своим микроскопом (рис. 152). Однако находка Левенгука почти не привлекла внимания его современников. Лишь через 40 лет гидрой заинтересовались в связи с необычайным открытием молодого учителя Р. Т р а м б л е (1710—1784). Занимаясь в свободное время изучением малоизвестных тогда водных животных, Трамбле обнаружил существо, похожее и на животное, и на растение. Чтобы установить его природу, он разрезал это существо пополам. Регенеративные способности низших животных тогда были еще почти неизвестны и считалось, что восстанавливать утраченные части могут только растения. К удивлению Трамбле, из каждой половинки выросли целые гидры, обе они шевелились, хватали добычу, значит, это было не растение. Трамбле занялся глубоким изучением гидры. В 1744 г. он опубликовал книгу «Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в виде рогов». В книге было очень подробно изложено строение гидры, ее поведение (движения, ловля добычи), размножение почкованием, некоторые моменты физиологии. Для проверки своих предположений Трамбле проделал с гидрой ряд опытов, положив начало новой науке — экспериментальной зоологии. Несмотря на несовершенство тогдашней оптики и слабое развитие зоологии, книга Трамбле написана на таком высоком научном уровне, что не потеряла значения до настоящего времени, а рисунки из этой книги можно найти во многих учебниках по зоологии.

Строение. Если собрать в прибрежной части озера или реки водные растения и поместить их в аквариум с чистой водой, то вскоре на них можно увидеть гидр. Вначале они почти незаметны. Потревоженные животные сильно сжимаются, их щупальца сокращаются. Но по истечении некоторого времени тело гидры начинает вытягиваться, ее щупальца удлиняются. Теперь гидру можно как следует разглядеть. Форма ее тела

трубковидная, на переднем конце находится ротовое отверстие, окруженное венчиком из 5—12 щупалец. Сразу под щупальцами у гидр большинства видов имеется небольшое сужение, отделяющее «голову» от туловища. Задний конец гидры сужен в длинную ножку, или стебелек, с подошвой на конце. Посередине подошвы находится отверстие — аборальная пора. Гастральная полость гидры сплошная, перегородок в ней нет, щупальца полые, похожие на пальцы перчатки. Стенка тела гидры, как и у всех кишечнополостных, состоит из двух слоев клеток.

Структура эктодермы и энтодермы в разных частях тела гидры неравнозначна. Так, на головном конце клетки эктодермы мельче, чем на туловище, здесь меньше стрекательных и промежуточных клеток, но резкой границы между покровами «головы» и туловища провести нельзя, так как изменение эктодермы от туловища к «голове» происходит очень постепенно. Эктодерма подошвы гидры состоит из крупных железистых клеток, в месте перехода подошвы в стебелек железистый характер покровных клеток постепенно утрачивается. То же самое можно сказать и о клетках энтодермы. Пищеварительные процессы происходят в средней части тела гидры, здесь ее энтодерма имеет большое количество пищеварительных железистых клеток, а эпителиально-мускульные клетки энтодермы срединной части туловища образуют многочисленные псевдоподии. В головном отделе гастральной полости, в стебельке и в щупальцах переваривания пищи не происходит. В этих отделах тела энтодерма имеет вид выстилающего эпителия, почти лишенного пищеварительных железистых клеток. Опять-таки резкой границы между клетками пищеварительного отдела гастральной полости, с одной стороны, и такими клетками «головы», стебелька и щупалец, с другой стороны, провести нельзя. Несмотря на различие в строении клеточных слоев в разных частях тела гидры, все ее клетки не находятся на строго определенных постоянных местах. В срединной части тела клетки размножаются наиболее интенсивно, и отсюда они передвигаются в двух противоположных направлениях. Таким образом, состав клеток постоянно обновляется, хотя внешне животное остается почти неизменным. Эта особенность гидры имеет очень большое значение при решении вопросов о ее регенеративных способностях.

Как уже неоднократно упоминалось, гидра легко восстанавливает утраченные части тела. Первые опыты по выяснению регенеративных способностей гидры были проведены более 200 лет назад Трамбле. Этот кропотливый исследователь наблюдал, как из продольных и поперечных половинок гидр возникают целые животные. Затем он стал делать продольные надрезы и увидел, что из лоскутков в нижней части полипа образуются стебельки, а из лоскутков в его верхней части — «го́ловы». Многократно оперируя одного из подопытных полипов, Трамбле получил семиглавого полипа. Отрезав ему все семь «голов», Трамбле стал ждать результатов и вскоре увидел, что на месте каждой отрезанной «головы» появилась новая. Семиглавый полип, у которого вновь вырастают отрубленные «головы», был как две капли воды похож на мифическое существо — лернейскую гидру, сраженную великим героем Древней Греции Гераклом. С тех пор за пресноводным полипом и сохранилось название — гидра.

Различные виды пресноводных гидр отличаются друг от друга очень незначительно. Один из видов характеризуется яркой зеленой окраской, которая обусловлена наличием в теле этих животных симбиотических водорослей. Среди наших гидр наиболее известны *стебельчатая*, или *бурая*, *гидра* (Hydra oligactis) и *бесстебельчатая*, или *обыкновенная*, *гидра* (Hydra vulgaris).

Движение. Способность гидр двигаться к источнику света или просто перемещаться в более светлые участки бассейна очень важна для этих животных. Гидры питаются преимущественно планктонными рачками — циклопами и дафниями, которые всегда держатся в светлых и хорошо прогретых солнцем местах. Таким образом, идя навстречу свету, гидры приближаются к своей добыче. Однако если их хорошо кормить, то они живут и в темноте, потому что не нуждаются в свете для нормальной жизнедеятельности. Исключение составляет зеленая гидра, в теле которой находятся симбиотические водоросли. Даже при обилии пищи она чувствует себя в темноте плохо и сильно сокращается.

Гидры — малоподвижные животные, большую часть времени они сидят на одном месте, прикрепившись подошвой к веточке водного растения, камню и т. д. Излюбленная поза гидры в спокойном состоянии — висеть вниз «головой», опустив несколько расставленные щупальца. Прикрепляется гидра к субстрату благодаря клейким выделениям железистых клеток эктодермы подошвы, а также используя подошву как присоску. Держится гидра очень прочно, зачастую ее легче разорвать, чем отделить от субстрата. Гидра может произвольно оставлять место, на котором сидит. При этом, по-видимому, она раскрывает аборальную пору, находящуюся в середине подошвы, и присасывающее действие прекращается. Иногда можно наблюдать, как гидра «шагает» (рис. 153). Вначале она пригибает тело к субстрату и укрепляется на нем при помощи щупалец, затем подтягивает задний конец и укрепляется им на новом месте. После первого «шага» делает второй и т. д. Существует и другой, гораздо более медленный, способ передвижения — скольжение на подошве. Усилием мускулатуры подошвы

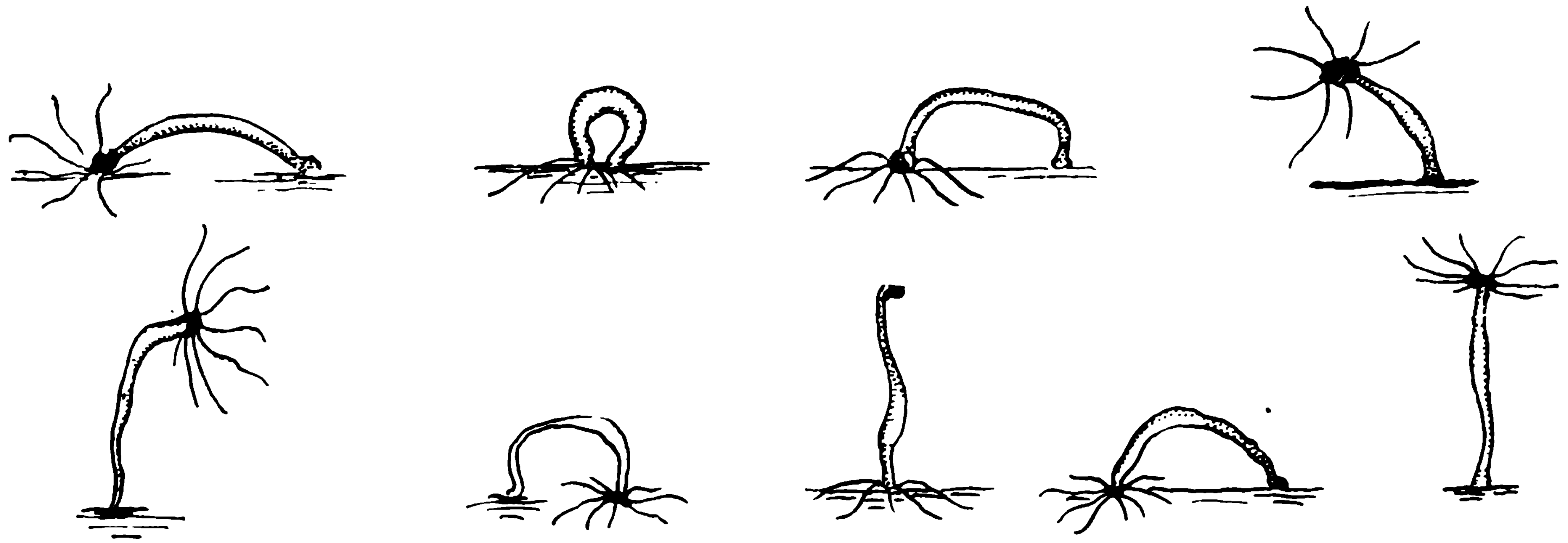


Рис. 153. Гидра «шагает».

животное едва передвигается. Гидры могут некоторое время плавать в толще воды. Открепившись от субстрата и широко расставив щупальца, гидра очень медленно падает на дно, она способна образовать на подошве маленький пузырек газа, который увлекает животное вверх.

Способ питания. Гидра — прожорливый хищник, питается инфузориями, планктонными рачками, малощетинковыми червями, нападает также на мальков рыб. Гидры подстерегают свою добычу, подвесившись на какой-нибудь сучок или стебель водного растения, и, широко расставив щупальца, постоянно делают круговые поисковые движения. Как только одно из щупалец коснется жертвы, к ней устремляются остальные щупальца и парализуют ее стрекательными клетками. Теперь она действует быстро и «решительно». Добыча подтягивается щупальцами ко рту и заглатывается. Мелких животных гидра глотает целиком. Если жертва несколько крупнее самой гидры, рот хищницы широко раскрывается, а стенки тела сильно растягиваются. Если добыча не помещается в гастральную полость, гидра заглатывает лишь один ее конец, по мере переваривания проталкивая жертву все глубже и глубже. Сытая гидра съеживается, и ее щупальца сокращаются. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот.

Размножение. Гидры размножаются в е г е т а т и в н ы м и п о л о в ы м способами. Вегетативное размножение носит характер почкования (рис. 154). Одновременно на теле гидры развивается 1—3, редко большее количество почек, однако наблюдали гидр с 8 и более почками, обычно располагающимися над стебельком.

На первых стадиях почка возникает как едва заметный конический бугорок. Затем на его наружном конце появляются зачатки щупалец, которые постепенно вытягиваются и на них развиваются стрекательные клетки. Наконец, нижняя часть тела почки утончается в ножку, а между щупальцами прорывается ротовое отверстие. Молодая гидра некоторое время еще остается соединенной с материнским организмом, иногда на ней даже закладываются почки следующего поколения. Размером она несколько меньше материнской и имеет неполное число щупалец. Недостающие щупальца появляются позднее.

При обильном питании весь теплый период года гидры размножаются почкованием, к половому размножению приступают с наступлением осени. Большинство видов гидр раздельнополы, но есть и гермафродиты.

Г о н а д ы образуются в эктодерме и имеют вид небольших бугорков, конусов или округлых тел (рис. 155). В развивающихся гонадах скапливается большое количество промежуточных, недифференцированных клеток, из которых образуются как будущие половые клетки, так и «питательные» клетки, за счет которых увеличивается будущее яйцо. На первых стадиях развития яйца эти клетки превращаются в подвижных амебоидов. Вскоре одна из них начинает поглощать другие и значительно увеличивается в размерах, достигая 1,5 мм в поперечнике. Этот крупный амебоид, подбирая псевдоподии, округляется и становится яйцом. После того как оно претерпевает мейоз, стенка гонады лопается и яйцо выходит наружу, оставаясь, однако, связанным с телом гидры тонкой цитоплазматической ножкой. В каждой женской гонаде образуется по одному яйцу. К этому времени в семенниках других гидр развиваются спермии, которые покидают гонаду и плавают в воде, один из них проникает в яйцо, после чего сразу же начинается д р о б л е н и е. Развивающийся зародыш одевается двумя оболочками, внешняя из которых имеет плотные хитиновые стенки и часто покрыта шипиками. Под защитой двойной оболочки — э м б р и о т е к и — зародыш перезимовывает, тогда как взрослые гидры с наступлением холодов погибают. К весне внутри эмбриотеки уже имеется почти сформиро-

ванная маленькая гидра, которая выходит наружу через разрыв ее стенки.

Естественные враги. Врагов у гидры мало, так как она хорошо защищена стрекательными клетками. Все же гидр поедают некоторые *ресничные черви* и брюхоногие моллюски — *прудовики.* Имеются и специфичные паразиты. Из простейших это амеба Hydramoeba hydroxena, которая поселяется на теле гидры и питается клетками ее эктодермы, и два вида инфузорий —триходина, или гидровая «вошь» (Trichodina pediculus), и брюхоресничная инфузория Kerona polyporum, поглощающая стрекательные клетки гидр. Наконец, на гидрах паразитируют маленькие ветвистоусые рачки анхистропусы (Anchistropus), которые прикрепляются к переднему концу гидры и ее щупальцам. Зараженные этими рачками гидры вскоре погибают.

Гидра — чрезвычайно удобная модель для изучения ответных реакций живого организма на разнообразные воздействия внешней среды — от обычных факторов до рентгеновских лучей и радиоактивного излучения. Опыты над гидрой позволили понять сложное явление регенерации у животных.

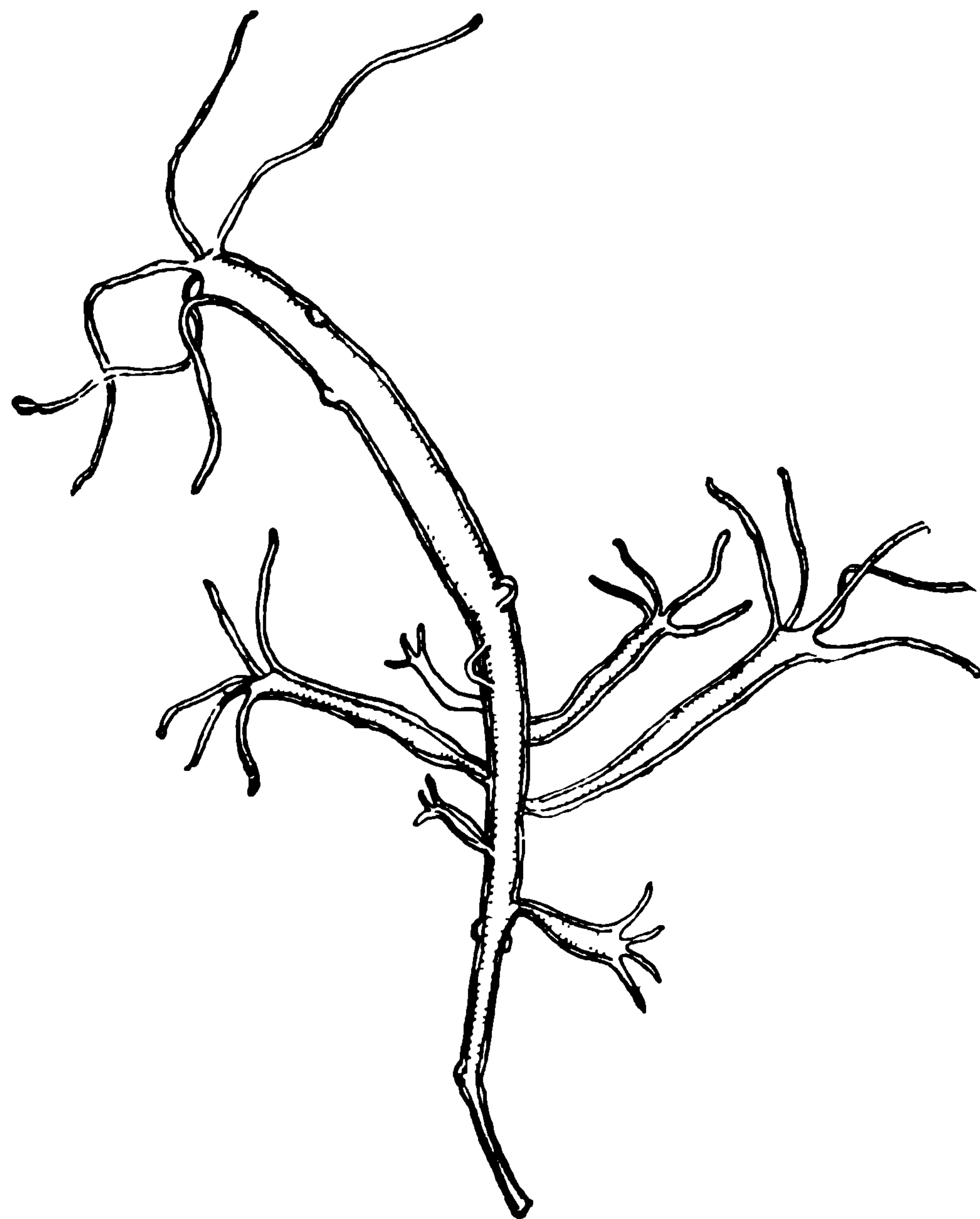


Рис. 154. Почкующаяся гидра.

ПРЕСНОВОДНАЯ МЕДУЗА

В 1880 г. в бассейне с тропическими растениями Лондонского ботанического общества вдруг появились медузы. Сразу два зоолога Э. Р. Ланкестер (1847—1929) и крупный знаток кишечнополостных Олмен сообщили об этой находке на страницах журнала «Нечур» («Природа»). Медузки были очень маленькие, самые крупные из них едва достигали 2 см в диаметре зонтика, однако их появление взволновало тогдашних зоологов: до этого и не предполагали, что могут существовать пресноводные медузы. Медуз считали типичными обитателями моря. Незадолго перед этим в бассейн было посажено великолепное южноамериканское водное растение викториярегия, поэтому высказывались предположения, что медузы были завезены в Лондон вместе с посадочным материалом из Амазонки. Через некоторое время медузы исчезли из бассейна так же таинственно, как и появились. Их обнаружили снова лишь через пять лет тоже в Лондоне, но уже в другом бассейне с тем же тропическим растением. В 1901 г. эти медузы появились в Лионе (Франция), также в оранжерейном бассейне с викторией-регией. Затем их стали находить в Мюнхене, Вашингтоне, Петербурге, Москве. Медуз обнаруживали то в бассейнах ботанических садов, то в аквариумах с тропическими рыбками. К удивлению любителей-аквариумистов, у них неожиданно появились новые питомцы. Крохотные медузки (часто всего 1—2 мм в диаметре зонтика) вдруг оказывались в большом количестве в аквариуме, в котором накануне не было ни одной. Но в один прекрасный день, заглянув в свой аквариум, хозяин находил в нем только рыб, никаких медуз там не было.

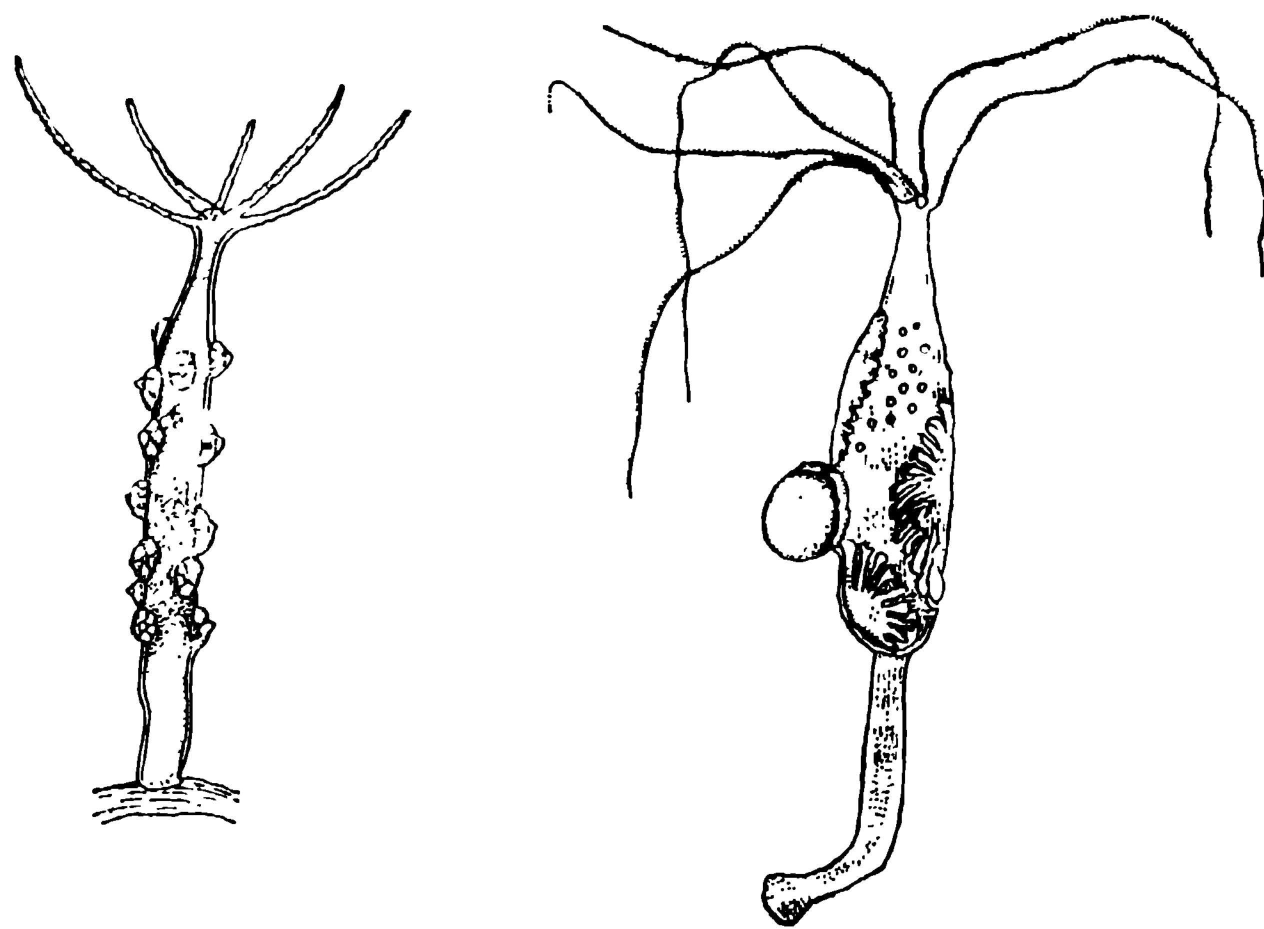


Рис. 155. Половозрелые гидры:
слева — с семенниками, *справа* — с яйцами.

Пресноводная медуза была подробно описана в специальной зоологической литературе. Оказалось, что она принадлежит к классу *гидроидных.* Назвали ее *краспедакустой* (Craspedacusta) (рис. 156). Самые маленькие медузки имеют полусферический зонтик, четыре радиальных канала и восемь щупалец. По мере роста медузы форма

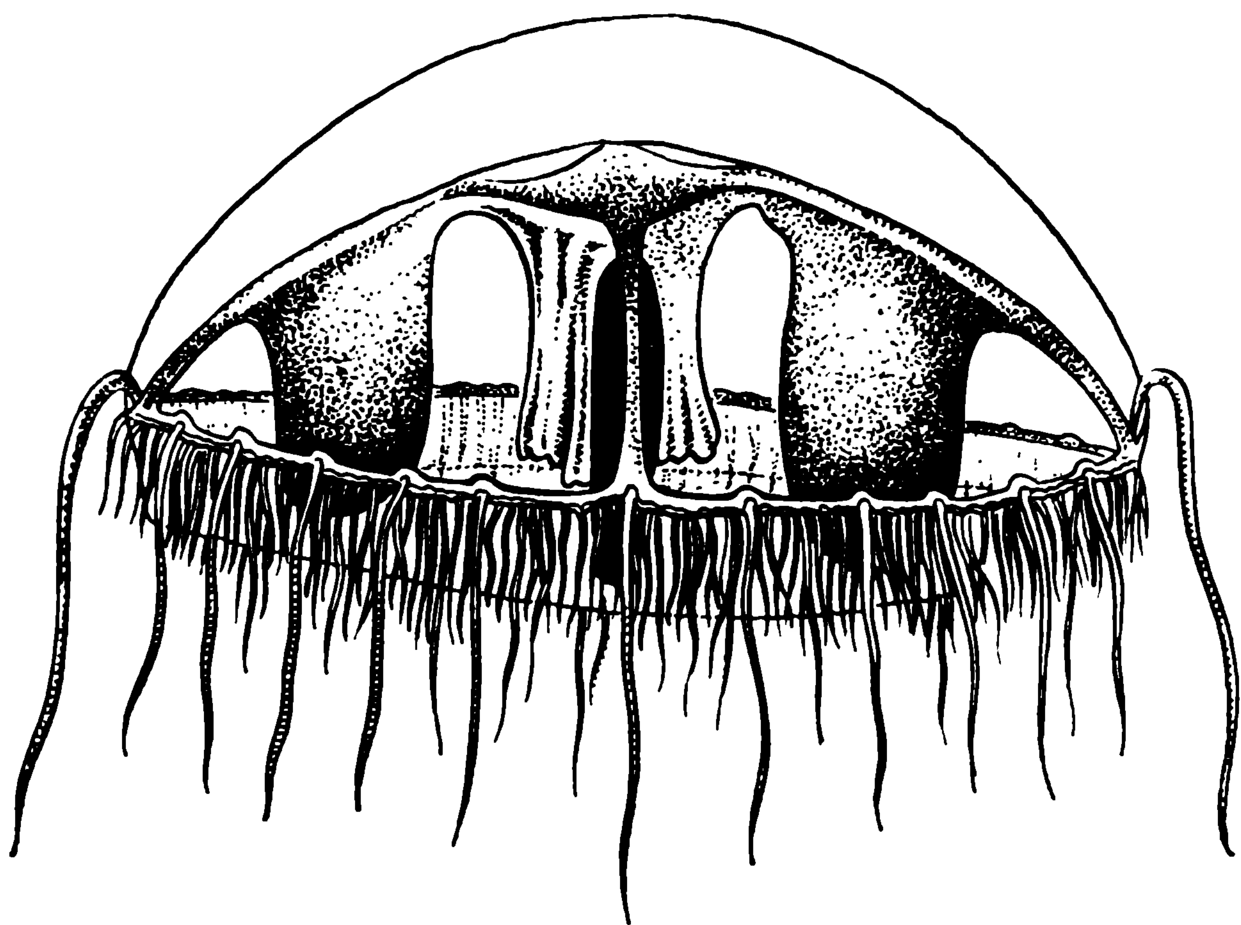


Рис. 156. Пресноводная медуза краспедакуста (Craspedacusta).

ее зонтика становится все более плоской, а число щупалец увеличивается.

Половозрелые медузы достигают 2 см в диаметре и несут по краю зонтика широкий парус и около 400 тонких щупалец, усаженных стрекательными клетками. Медузы очень прозрачны, их мезоглея бесцветна, а щупальца, радиальные каналы, ротовой хоботок и гонады имеют беловатую или кремовую окраску. Ротовой хоботок четырехгранный.

Эта медузка загадала зоологам сложную загадку. Если согласиться с мнением о том, что она попадает в оранжереи вместе с растениями из тропиков, то как она выживает при перевозке? Виктория-регия транспортировалась с берегов Амазонки в виде семян или корневищ. Нежные медузы, случайно захваченные вместе с корневищами, несомненно, должны погибнуть во время длительного пути через океан. Но если даже предположить, что медуза, несмотря на подсыхание, может выжить, то как она попадает в маленькие аквариумы любителей экзотических рыбок? Вскоре медуз стали находить и в природных водоемах. Первый раз ее поймали в реке Янцзы в Китае, потом в Германии, затем в США. Однако и в естественных и в искусственных водоемах находки были очень редкими и всегда неожиданными: так, однажды медуз обнаружили в хранилищах вашингтонского водопровода.

Наблюдениями над медузой удалось установить, что она отпочковывается от крошечных бесщупальцевых полипчиков, названных *микрогидрами* (Microhydra). Эти полипы были найдены еще в 1884 г. в тех же бассейнах в Лондоне, где ловили и медуз, но тогда никто не предполагал о связи между этими двумя столь непохожими существами. Полипы микрогидры видны простым глазом как белые точки на фоне зеленых листьев водных растений, на которых они обычно поселяются. Их высота обычно не превышает 0,5—1 мм, форма тела напоминает кеглю: туловище в виде бутылки, а на короткой шейке сидит шаровидная «головка» с ртом посередине. Головка густо усажена стрекательными клетками, щупалец нет. Полипы иногда образуют примитивные колонии из 2—7 особей. Микрогидра размножается почкованием и образует подобных себе бесщупальцевых полипов. Время от времени от одной из сторон тела полипа отделяется группа клеток, имеющая форму маленького червячка. Такие группы клеток называются ф р у с т у л а м и. Фрустула способна, извиваясь, ползать по дну и забираться на водные растения, здесь она превращается в молодую микрогидру.

Однажды удалось наблюдать, как на теле микрогидры из почки стала развиваться медуза; когда она отделилась от полипа и начала плавать, то в ней легко было узнать молодую краспедакусту. Удалось также проследить за развитием яиц краспедакусты. Вначале из яйца образуется червеобразная личинка, лишенная ресничек и очень похожая на фрустулу микрогидры. После некоторого периода ползания по субстрату личинка прикрепляется к нему и превращается в бесщупальцевого полипа. Так было установлено, что медуза краспедакуста и полип микрогидра принадлежат к одному виду кишечнополостных, но к разным его поколениям (рис. 157).

Опыты показали, что на смену поколений у этого вида гидроидных чрезвычайно большое влияние оказывают условия среды. Выпочковывание медуз на полипах происходит только при температуре воды не ниже 26—33 °С, а выпочковывание полипов и отделение фрустул — при 12—20 °С. Стало ясно, что существование вида может длительное время поддерживаться за счет размножения полипов. На маленьких неподвижных микрогидр ни аквариумисты, ни ботаники в оранжереях не обращают внимания, так как они почти и не видны простым глазом, очень трудно найти их и в природе. Полипы могут долго жить в аквариуме, а при повышении температуры у всех полипов появляются медузоидные почки и они отделяют медуз. Медузы краспедакусты подвижны и заметны в воде невооруженным глазом. Теперь становится понятным, почему их почти всегда находили в бассейнах с тропическими растениями и рыбками: эти бассейны искусственно подогревались. Неясно только одно: всегда ли медузы жили в Европе или были привезены туда? Ответить на этот вопрос трудно. С момента первого обнаружения медуз в Лондоне было описано свыше 100 случаев их нахождения в самых различных частях мира. Указать теперь, где его родина и куда он был завезен, невозможно.

Совсем недавно этот вид кишечнополостных снова заставил зоологов задуматься. Теперь, ког-

да распространение, образ жизни, строение полипов и медуз, казалось, были хорошо изучены, вдруг открылось, что из яиц краспедакусты могут развиваться полипы двух родов — описанные выше бесщупальцевые и снабженные щупальцами. Оба рода полипов образуют фрустулы. Щупальценосные полипы при помощи почкования образуют и подобных себе и бесщупальцевых полипов, медуз они выпочковывать не могут. Бесщупальцевые полипы образуют подобных себе полипов и медуз, но не способны выпочковывать полипов, снабженных щупальцами. Из фрустул образуются обе формы полипов. Щупальценосные полипы пока были обнаружены только два раза: в 1960 г. в Венгрии и в 1964 г. в аквариуме Ленинградского университета. Условия, вызывающие их появление, пока неясны.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Как уже говорилось выше, число чисто пресноводных кишечнополостных ограничивается тремя видами медуз (и их полипов), десятком видов гидр и паразитом икры осетровых рыб полиподиумом, свободная стадия которого живет в реках. Кроме этого, имеются также некоторые виды гидроидных, способные выдерживать значительное опреснение и даже проникающие в пресные воды, но здесь они не могут размножаться, и потому их нельзя считать полноценными пресноводными животными.

Из числа таких гидроидов в первую очередь нужно сказать о кордилофоре (рис. 158). Кордилофора образует небольшие нежные колонии в виде кустиков высотой до 10 см. Полипы сидят на концах ветвей и имеют веретеновидную форму. У каждого полипа 12—15 щупалец, сидящих без строгого порядка в срединной части тела. Свободноплавающих медуз у кордилофоры нет, особи медузоидного поколения прикреплены к колонии. Кордилофора — о р г а н и з м-о б р а с т а т е л ь; она селится на всех твердых подводных предметах — неподвижных и подвижных.

Этот вид был впервые обнаружен академиком Российской академии П. С. П а л л а с о м (1741—1811) в 1771 г. в северной части Каспийского моря, потому-то кордилофора и называется *каспийской* (Cordylophora caspia). Однако ее распространение не ограничивается этим бассейном, она обитает в Балтийском, Черном и Азовском морях, а также встречается вдоль всего атлантического побережья Европы и в устьях всех крупных рек Азии, Америки и Австралии. Этот вид поселяется только в сильно опресненных участках моря и живет на небольшой глубине, обычно не глубже 20 м.

Родина кордилофоры — Каспийское море. Только в середине прошлого столетия по Волге и Мариинской системе она проникла в Балтийское море, где в силу его малой солености (8‰) нашла свою вторую родину. Дальнейшую помощь в расселении ей оказали бесчисленные корабли, приплывающие со всех сторон в Балтийское море. Возвращаясь домой, они увозили из Балтийского моря на днище «нарушителя границ». По руслам рек кордилофора проникает иногда довольно высоко, но здесь она не получает полного развития, ее колонии по мере удаления от моря становятся маленькими, на них уже не возникают особи медузоидного поколения.

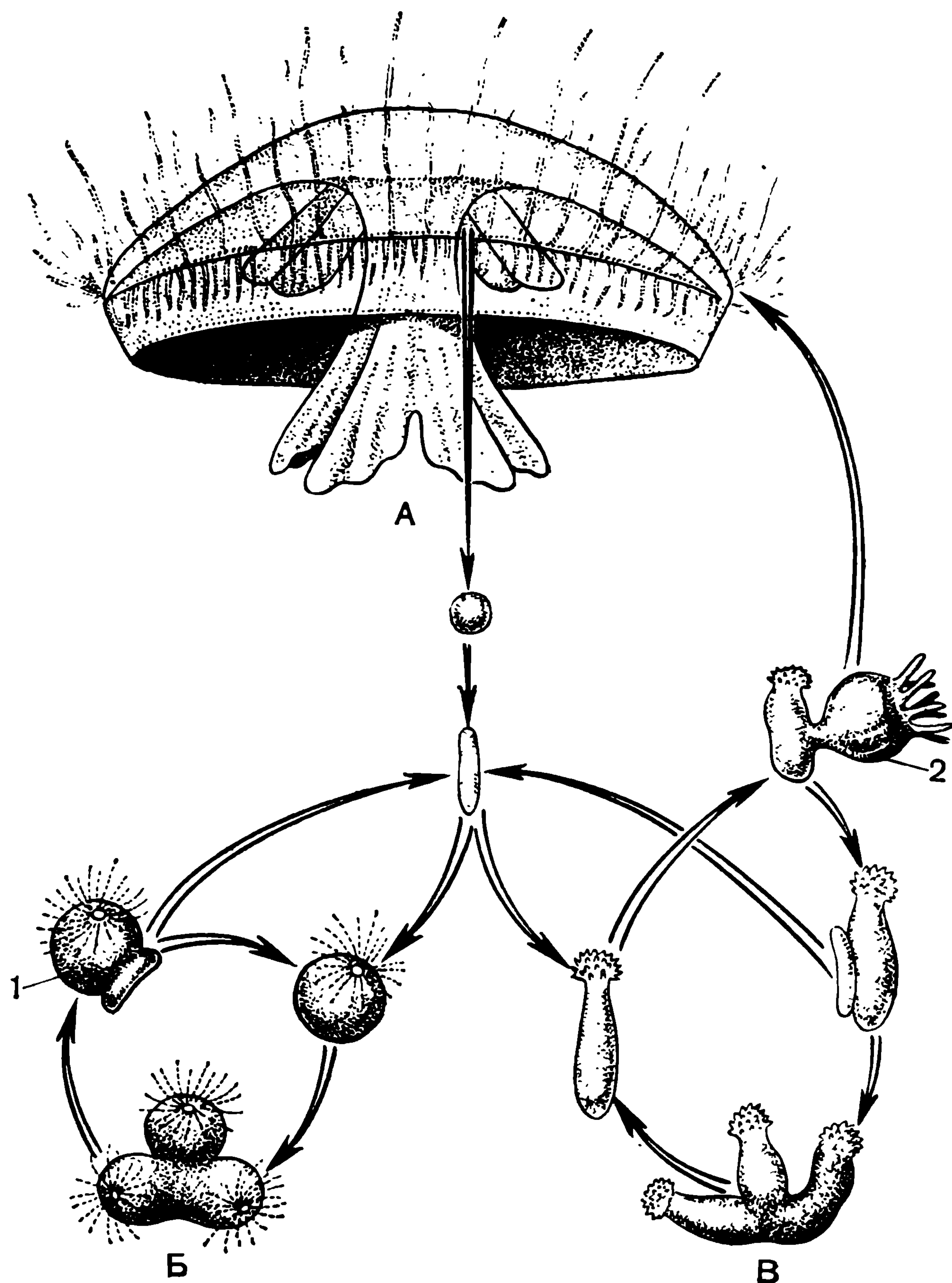


Рис. 157. Жизненный цикл краспедакусты:
А — медуза; *Б* — щупальценосные полипы; *В* — бесщупальцевые полипы; *1* — отделение фрустулы; *2* — выпочковывание медузы.

Попробуем представить себе, какие же у кишечнополостных есть возможности попасть в пресноводный водоем. Таких возможностей три. Одна из них — переход к паразитизму. Возможно, что так попал в наши реки *полиподиум.* Предки современных осетровых рыб были настоящими морскими животными, в море в них и поселился этот паразит. Затем, когда осетровые стали проходными рыбами (такими, которые часть жизни проводят в море, а часть в пресноводных водоемах), полиподиум вместе с хозяином попал в реку.

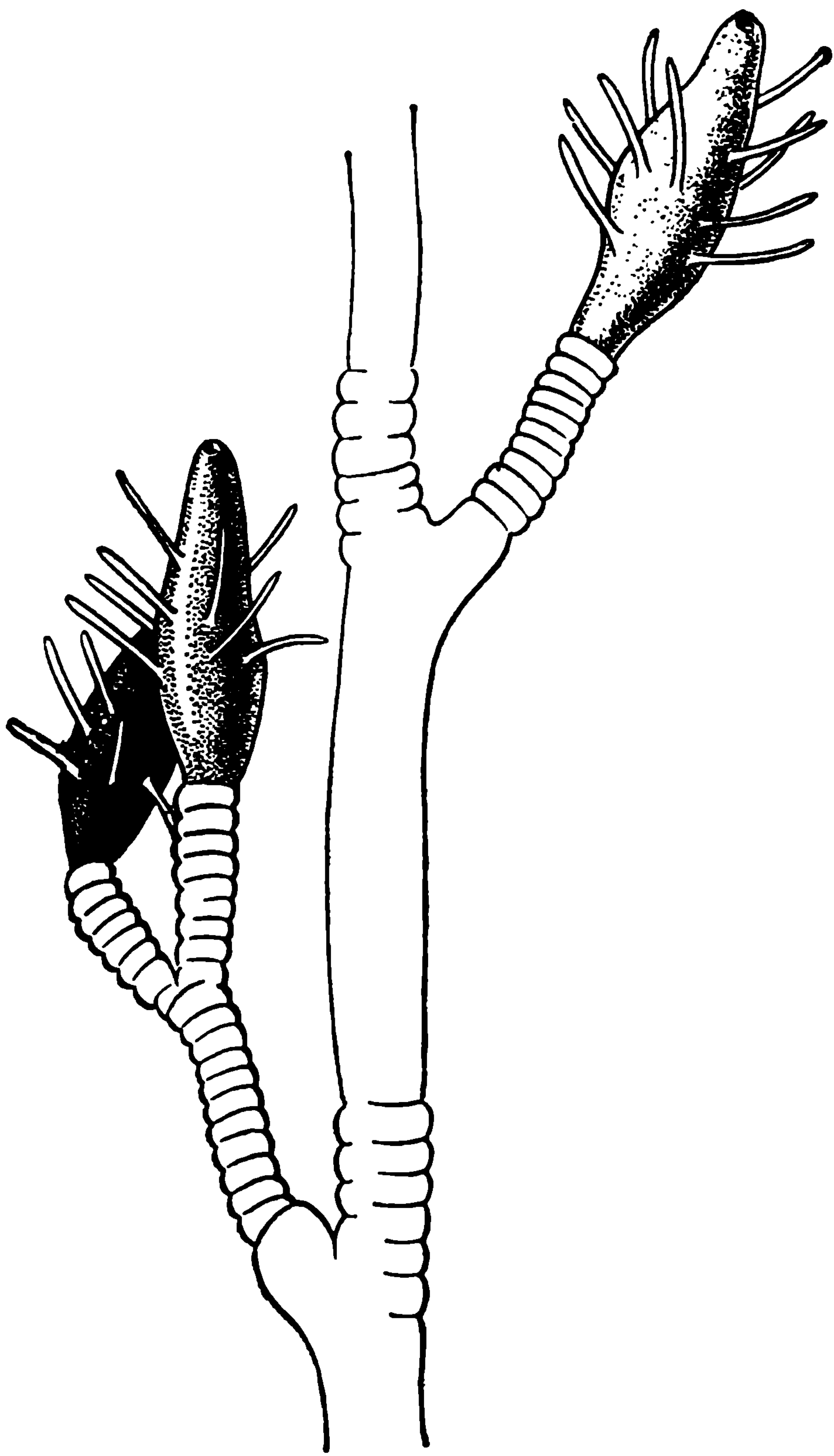
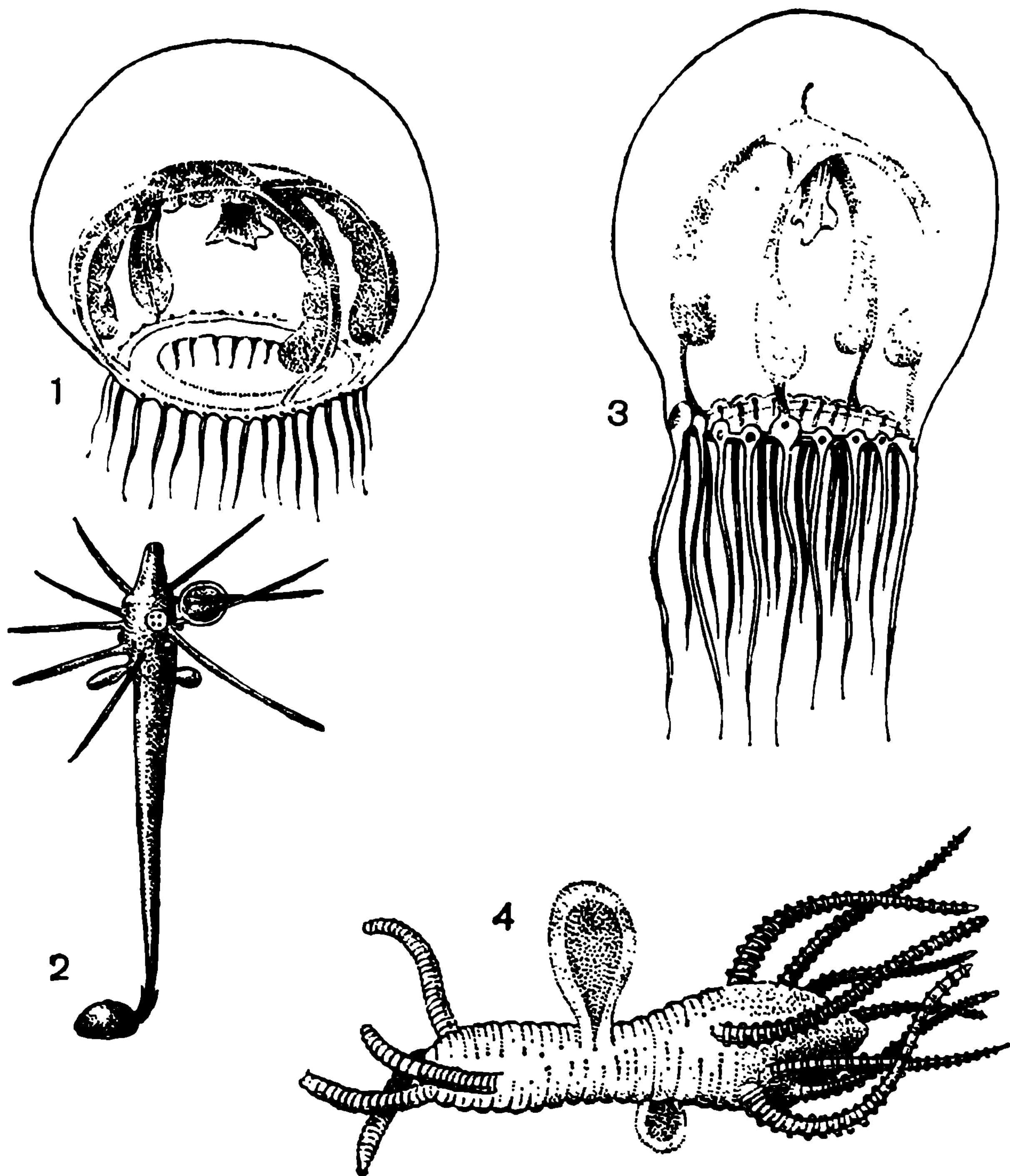


Рис. 158. Кордилофора (Cordilophora).

Рис. 159. Два вида меризий (Moerisia):
1 — черноморская; *2* — ее полип; *3* — Палласова; *4* — плавающая колония ее полипов.



А как же попали в пресные водоемы свободноживущие кишечнополостные? Не могут ли они использовать для этого устья рек, впадающих в море? Конечно, могут, но при этом им придется преодолеть два препятствия. Одно из них — это понижение солености. В реки могут попасть только виды, способные выдерживать очень значительное опреснение.

Среди типичных морских обитателей есть такие, на которых даже самое незначительное понижение процентного содержания соли в морской воде действует губительно. Таковы коралловые полипы, сцифоидные медузы и большинство гидроидных. Но часть их все же может существовать при некотором опреснении. К числу эвригалинных форм относится, например, гидроидный полип Corуne. Этот вид может жить как в воде с нормальной океанической соленостью, так и в опресненных морях, например в Белом и Черном. Из числа эвригалинных видов и вышли те, потомки которых активно пробирались в пресноводные водоемы. Завоевание рек и озер шло постепенно. Вначале выделилась группа солоноватоводных гидроидов, которые уже не могли вернуться в океан, так как не выносили высокой солености его вод. Затем уже солоноватоводные вплотную приблизились к устьям рек. Далеко не все из них смогли преодолеть этот «барьер», большинство так и осталось в речном устье. В настоящее время по этому пути идет кордилофора. Попав в реку, морские животные встретили на своем пути и другой «барьер» — течение. При активном проникновении морских или солоноватоводных кишечнополостных в пресные воды им неизбежно приходилось преодолевать встречный поток воды, сносивший обратно в море планктонных медуз и неспособных к самостоятельному движению прикрепленных полипов или их колонии. Продвижение полипов навстречу течению было затруднено.

Возможен и еще один путь проникновения кишечнополостных в пресные воды. В отдаленные геологические эпохи карта Земли была иной, чем мы видим ее сейчас. Во многих местах современную сушу покрывало море. Когда море ушло, остались замкнутые соленые бассейны, а в них сохранились морские животные. Некоторые из этих бассейнов постепенно опреснялись, причем животные либо погибали, либо приспосабливались к новым условиям. Замкнутое теперь Каспийское море, которое по сути дела является огромным солоноватоводным озером, раньше было соединено с океаном, и в нем сохранилось много животных морского происхождения. Среди них интересное кишечнополостное — *палласова меризия* (Moerisia pallasi). У этого вида гидроидных две формы полипов: одни живут колонией на дне, другие ведут планктонный образ жизни. Плавающие полипы образуют колонии из двух особей, соединенных друг с другом своими ножками

(рис. 159). Время от времени колония разрывается пополам, и на месте разрыва у каждого полипа образуются новый венчик, щупальце и рот. Кроме того, полипы размножаются и почкованием, отделяя маленьких свободноплавающих медуз. Один близкий вид меризии обитает в Черном и Азовском морях, другой — в соленых озерах Северо-Восточной Африки. Совершенно ясно, что все три вида меризий произошли от одного общего предка, который когда-то обитал в древнем Сарматском море. Когда Сарматское море ушло, на его месте остался ряд водоемов, в том числе замкнутые Каспийское море и озера Египта. В них развились самостоятельные виды меризий.

Если представить себе, что опреснение водоема идет еще дальше, то можно понять, как могут возникнуть пресноводные медузы. Их способ завоевания пресноводных бассейнов — длительное приспособление к увеличивающемуся опреснению. Двигаться при этом им никуда не нужно, они проделывают путь из моря в пресную воду не в пространстве, а во времени.

«ПАРУСНЫЙ ФЛОТ» КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Общая характеристика. Целый мир живых существ обитает на грани двух стихий — воды и воздуха. На плавающих водорослях, обломках древесины, кусках пемзы и других предметах можно обнаружить разнообразных приросших или крепко уцепившихся животных. Не следует думать, что они попали сюда случайно — «терпят бедствие». Напротив, многие из них теснейшим образом связаны и с водной и с воздушной средой и в иных условиях существовать не могут. Кроме таких «пассивных пассажиров», здесь же можно видеть животных, активно плавающих у самой поверхности, снабженных различно устроенными органами — поплавками, или животных, которые удерживаются, используя пленку поверхностного натяжения воды. Весь этот комплекс организмов (плейстон) особенно богат в субтропиках и тропиках, где не ощущается губительного действия низких температур.

Выше, когда речь шла о действии стрекательных клеток, был упомянут «португальский военный кораблик» — крупная сифонофора *физалия* (Physalia, цв. табл. 18).

Как и все сифонофоры, физалия представляет собой колонию, в состав которой входят как полипоидные, так и медузоидные особи. Над поверхностью воды возвышается воздушный пузырь, или пневматофор, который у крупных экземпляров достигает 30 см и обычно имеет ярко-голубой или красноватый цвет. Воздушный пузырь плавает по поверхности моря как туго надутый резиновый шар. Наполняющий его газ близок по составу к воздуху, но отличается повышенным содержанием азота и углекислого газа и уменьшенным количеством кислорода. Этот газ вырабатывается специальными газовыми железами, находящимися внутри пузыря. Стенки пневматофора выдерживают довольно сильное давление газа, так как образованы двумя слоями эктодермы, двумя слоями энтодермы и двумя слоями мезоглеи. Кроме того, эктодерма выделяет тонкую хитиноидную оболочку, благодаря которой прочность пневматофора также значительно увеличивается, хотя его стенки остаются очень тонкими. Верхняя часть пневматофора имеет вырост в виде гребня. Гребень расположен несколько по диагонали и имеет слегка выгнутую S-образную форму. Все остальные особи колонии расположены на нижней стороне пневматофора и погружены в воду.

Питающие полипы — гастрозоиды — сидят в один ряд. Они имеют более или менее бутылковидную форму и обращены ротовым отверстием вниз. Каждый питающий полип снабжен одним длинным щупальцем — арканчиком. По всей длине арканчик густо покрыт стрекательными клетками. Рядом с каждым питающим полипом на нижней стороне пузыря прикрепляется основание гонодендра — особи полипоидного поколения. На нем расположены грозди редуцированных медузоидных особей — гонофоров, в которых развиваются половые продукты. Здесь же сидят и защитные бесщупальцевые полипы. На каждом гонодендре имеется одна медузоидная особь, называемая нектофором или плавательным колоколом. Перед наступлением половой зрелости гонофоров гонодендры отрываются от колонии и плавают у поверхности моря, причем нектофор выполняет локомоторные функции.

Благодаря косому расположению гребня на плавательном пузыре физалия асимметрична, причем известны две формы физалий — «правая» и «левая», которые являются как бы зеркальным отображением друг друга. Было замечено, что все физалии, обитающие в одном участке моря, имеют одинаковое строение, т. е. все они либо «правые», либо «левые». В связи с этим высказывалось предположение, что существует два вида или две географические расы физалий. Однако, когда стали изучать развитие этих сифонофор, обнаружилось, что среди потомства одной физалии всегда имеется равное число и «правых» и «левых». Значит, никаких особых рас у физалии нет. Но как возникают скопления «левых» и «правых» сифонофор и почему эти две формы не встречаются вместе? Ответ на этот вопрос был получен после детального изучения строения воздушного пузыря физалии (рис. 160). Оказалось, что форма и расположение гребня на его вершине имеют для физалии очень большое значение. Как было сказано выше, гребень физалии слегка изогнут в виде буквы S. Физалия передвигается по поверхности

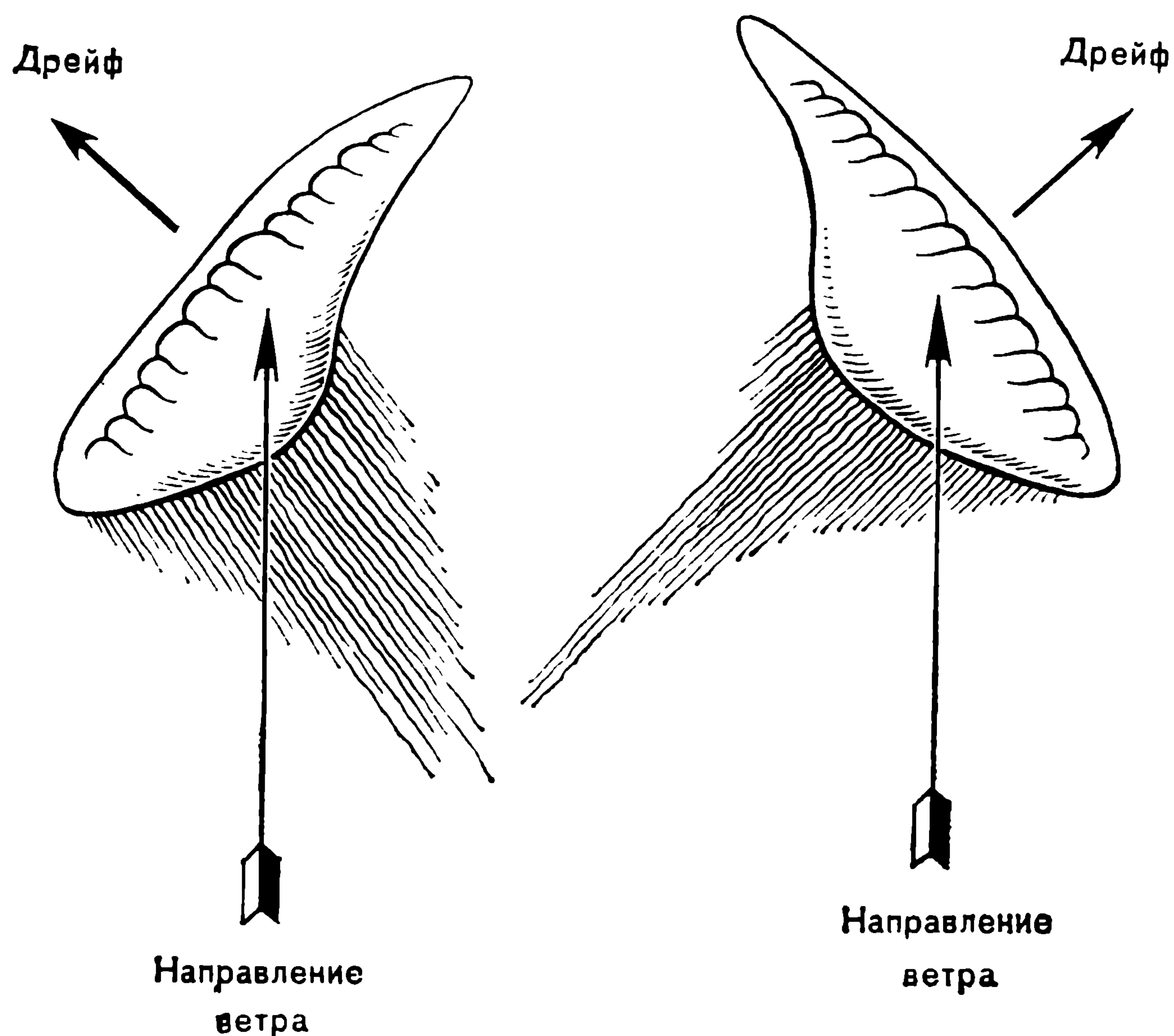


Рис. 160. Под влиянием направления ветра «правые» и «левые» «португальские кораблики» расплываются в разные стороны.

моря благодаря тому, что ветер ударяет в ее воздушный пузырь. Если бы не было гребня, сифонофора постоянно двигалась бы по прямой и ее в конце концов выбросило бы на берег. Но наличие гребня вносит существенные изменения в парусную оснастку «португальского кораблика». Косо поставленный и изогнутый гребень заставляет животное плыть под острым углом к ветру и время от времени делать поворот вокруг своей оси против ветра.

Если наблюдать за физалией, плавающей вблизи берега, в сторону которого дует ветер, то можно увидеть, как она то приближается к берегу, то, неожиданно повернувшись другим боком, медленно отплывает. Так маневрируют целые армады «португальских корабликов», напоминая действия парусного флота периода средневековых войн. При движении «правые» и «левые» «португальские кораблики» ведут себя по-разному. Под влиянием ветра, дующего в одном направлении, они расходятся в разные стороны — «правые» налево, а «левые» направо. Вот поэтому и возникают скопления одинаковых форм физалий.

К плейстонным организмам относятся также своеобразные кишечнополостные — *порпита* (Porpita) и *велелла* (Velella), которую также называют *парусником*. Долгое время этих животных относили к сифонофорам, но после того как был раскрыт их жизненный цикл, названные животные выделили в самостоятельный отряд гидроидных — *хондрофоры* (Chondrophora). И порпита, и парусник, по-видимому, представляют собой плавающие колонии, а не крупные одиночные полипы, как считалось одно время. Основание колонии, обращенное вверх, укреплено хитиновыми образованиями и превращено в сложно устроенный воздухоносный орган. В центре колонии располагается очень крупный полип — гастрозоид, окруженный множеством мелких гастрозоидов, одновременно выполняющих и функцию выпочковывания медуз. Последние по мере формирования отрываются и уплывают. По строению они не отличаются от других гидроидных медуз. Весь комплекс питающих полипов окружен множеством похожих на щупальца дактилозоидов, вооруженных стрекательными клетками. У порпиты, которая обычно держится вблизи берегов, верхняя сторона диска гладкая. У велеллы, живущей в открытом океане, на ней находится высокий треугольный вырост — парус. Парус велеллы имеет такое же значение, что и гребень на воздушном пузыре физалии. Он расположен на овальном теле парусника асимметрично и слегка S-образно изогнут. Парус позволяет животному двигаться не по прямой, а маневрировать, хотя, конечно, не произвольно, а более или менее случайно.

В субтропических частях океана, где температура не падает ниже 15 °С, парусники встречаются в очень больших количествах. Местами эти крупные кишечнополостные (они достигают 12 см по длинной оси диска) собираются в огромные стаи протяженностью в несколько десятков миль, причем на каждый квадратный метр поверхности океана приходится по паруснику. Вместе с крупными парусниками плавают и молодые, величина которых измеряется миллиметрами. Ветер, ударяя в парус, гонит стаю велелл по морю, и они могут проходить многие сотни миль.

Обитая в открытом океане, парусники не боятся воды: они не могут утонуть, так как имеют очень совершенный воздухоносный диск. Если волна все же опрокинет велеллу, то движением краев диска она принимает нормальное положение и снова подставляет парус ветру. Кроме парусников, здесь же можно встретить и много других животных, которые, однако, вначале почти незаметны.

Общеизвестно, что открытое море тропиков имеет интенсивный синий цвет. В связи с этим парусники и большинство животных, которые обитают вместе с ними, также окрашены в голубые или синие тона — это служит им хорошей защитой.

Плейстонный биоценоз. Парусники и обитающие среди них другие животные создают в открытом море особый тесно связанный мир — плейстонный биоценоз, который по воле течения и ветра все время плывет по поверхности океана (цв. табл. 18).

Велелла, как и все кишечнополостные,— хищник; она питается планктоном, в состав ее пищи входят рачки, личинки различных беспозвоноч-

ных, мальки рыб. Все же остальные животные, которые входят в состав плавающего биоценоза, либо питаются парусниками, либо используют их в качестве постоянного или временного субстрата для прикрепления. Таким образом, весь биоценоз существует за счет планктона, но непосредственно используют планктон только одни парусники.

На верхней стороне диска велеллы, как на палубе корабля, путешествуют маленькие голубые крабики *планес* (Planes). Здесь они находят защиту от врагов, а также получают пищу. Голодный крабик быстро перебирается на нижнюю сторону диска парусника и отнимает у него захваченных планктонных рачков. Наевшись, крабик опять взбирается на верхнюю сторону диска и устраивается под парусом, тесно прижавшись к нему. Крабики никогда не пожирают свой корабль, чего нельзя сказать о многих других плейстонных животных.

На нижней стороне парусника часто можно найти хищного брюхоногого моллюска *янтину* (Janthina). Янтины объедают мягкие ткани до тех пор, пока от парусника не останется один хитиновый скелет. Потеряв опору, янтина не тонет, так как хорошо приспособлена к жизни у поверхности воды. Как только поедаемый парусник начинает тонуть, янтина выпускает обильную слизь, образующую пузырьки, наполненные воздухом. Слизь эта очень быстро затвердевает, и получается хороший поплавок, на котором моллюск может самостоятельно плавать, передвигаясь от одного парусника к другому. Подплыв к новой жертве, янтина покидает ненужный ей теперь поплавок и быстро переползает на велеллу. Брошенный поплавок янтины вскоре заселяется *гидроидами*, *мшанками*, *морскими уточками* и другими прикрепленными животными, а также маленькими *крабиками*; иногда они поселяются и на раковине самого моллюска.

Вместе с янтиной на парусниках поселяется и другой хищный моллюск — голожаберник *эолис* (Aeolis). Иногда рядом с парусником можно заметить сопровождающих его голожаберных моллюсков *глаукусов* (Glaucus). Тело этого безраковинного моллюска вытянутое, рыбообразное, по бокам имеется три пары разветвленных щупальцевидных выростов, при помощи которых моллюск прикрепляется к поверхностной пленке воды. Плавает он темно-синей брюшной стороной кверху, его спинная сторона серебристо-белого цвета. Это делает плывущего глаукуса незаметным и с воздуха, и из воды. Проголодавшийся глаукус, подгребая щупальцевидными выростами, подплывает к паруснику и, придерживаясь за него, вырывает и поедает большие куски края диска.

Объеденные моллюсками, парусники гибнут, но от них остается хитиновый скелет, в котором еще сохраняется система воздушных камер. Такие мертвые парусники плавают некоторое время на поверхности, и на них поселяются личинки усоногих рачков — *морских уточек* (Lepas fascicularus). По мере роста новых поселенцев скелет парусника погружается все глубже, а на ножке, при помощи которой морская уточка прикрепляется к субстрату, развивается дополнительный шаровидный поплавок, увеличивающий плавучесть рачка.

Все свободноживущие усоногие раки — прикрепленные животные, исключение составляет только указанный выше вид морской уточки. Когда ее шаровидный поплавок достигает значительной величины, он отделяется от парусника, и после этого морская уточка может самостоятельно держаться на поверхности воды и даже плавать, размахивая ножками. У остальных усоногих рачков взмахи ножек подгоняют к рачку пищу — мелкие планктонные организмы, но этот вид морской уточки, в отличие от всех своих сородичей, ведет хищнический образ жизни. Подплыв к паруснику, морская уточка захватывает край его диска ножками и, передвигаясь вдоль края, быстро выедает значительную часть велеллы.

Кроме описанных здесь животных в биоценоз велеллы входят также некоторые *креветки*, *ресничные черви*, *клопы-водомерки* и ряд других животных, в том числе один вид летучей рыбы *прогнихтис* (Prognichthys agae), которая откладывает на парусниках икру. Клопы-водомерки *галобатесы* живут в тесном контакте с *велеллой* и *порпитой*, используя их и как «пирог» и как «плот».

Носящийся в открытом океане мирок велеллы очень ограничен, но все его обитатели тесно связаны друг с другом. Интересно отметить, что большинство видов, составляющих этот биоценоз, относится к таким группам животных, которые обычно ведут донный образ жизни. Исходя из этого можно с уверенностью сказать, что плейстонные животные происходят от донных (а не от планктонных) организмов, которые потеряли связь с дном и стали прикрепляться к различным плавающим предметам или использовать в качестве опоры поверхностную пленку воды.

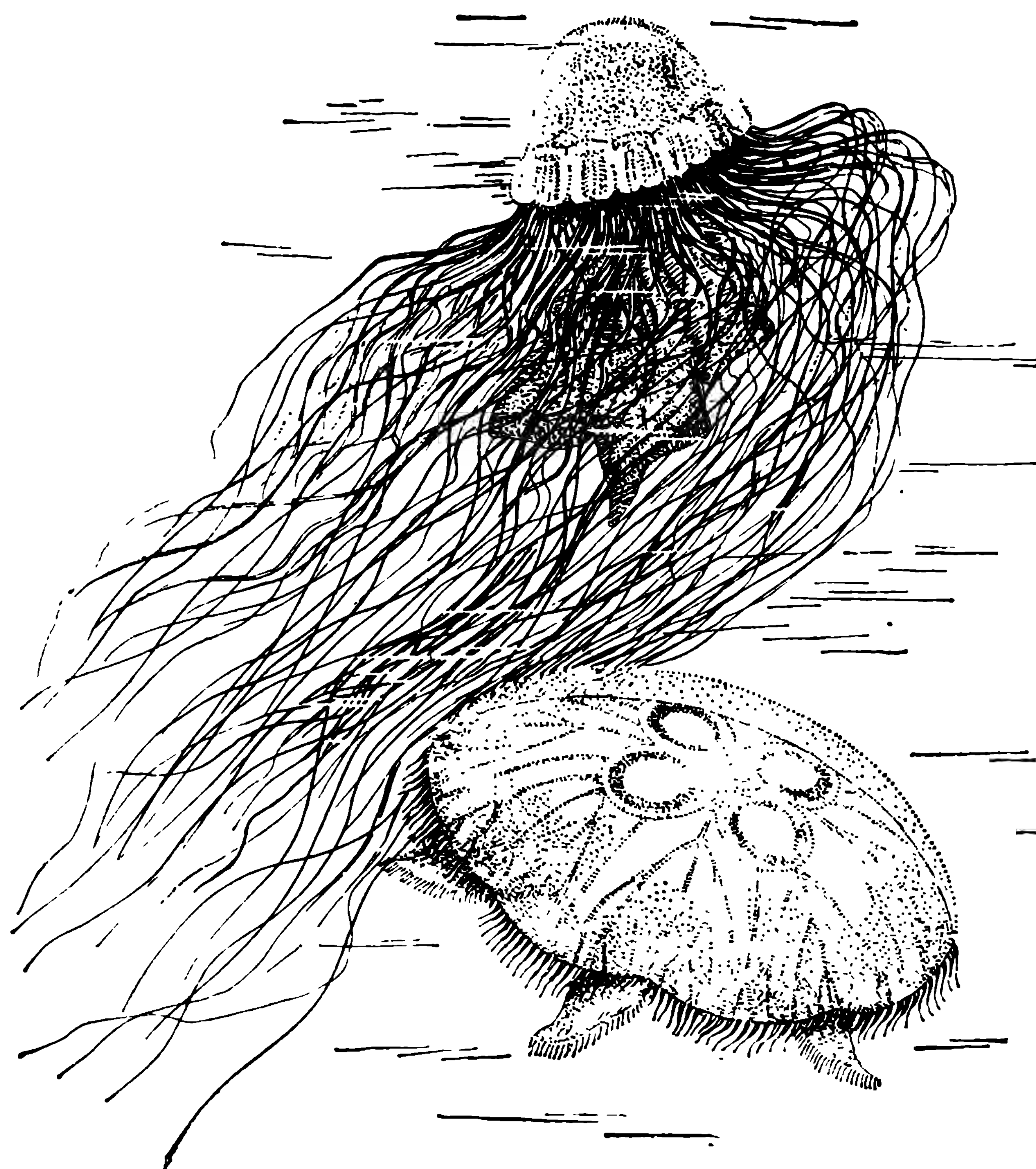
КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ (SCYPHOZOA)

Когда в общежитии говорят о медузах, то обычно имеют в виду не маленьких гидромедуз, а крупных медуз, относящихся к классу сцифоидных. Именно эти медузы хорошо видны и с борта корабля и во время купания; некоторые из них больно жгутся. Часто их можно видеть после шторма мертвыми на берегу моря. Одним из самых обычных и наиболее широко распространенных видов сцифоидных медуз следует считать *ушастую медузу*, или *аурелию* (Aurelia aurita), которая обитает почти во всех умеренных и тропических морях обоих полушарий и заходит также и в арктические области. В нашей стране она живет в Балтийском, Белом, Баренцевом, Черном, Азовском, Японском и Беринговом морях, часто встречается в массовых количествах.

Уплощенный зонтик ушастой медузы достигает иногда 40 см в диаметре. Ее легко узнать по розоватому или слегка фиолетовому цвету и четырем темным подковкам в средней части зонтика — половым железам. По краям рта медузы расположены четыре длинные ротовые лопасти, напоминающие ослиные уши; отсюда и ее название.

Летом в тихую спокойную погоду можно видеть этих красивых медуз, медленно переносимых течением. Их тела спокойно колышутся в воде. Ушастая медуза — плохой пловец, благодаря сокращениям зонтика она может лишь медленно подниматься к поверхности, а затем, неподвижно застыв, погружаться в глубину.

Рис. 161. Сцифоидные медузы цианея (*вверху*) и аурелия.



На краю зонтика аурелии имеется восемь р о п а л и е в, несущих г л а з к и и с т а т о ц и с т ы. Эти органы чувств позволяют медузе держаться на известном расстоянии от поверхности моря, где ее нежное тело быстро разорвут волны. Пищу ушастая медуза захватывает так же, как маленький *тиаропсис*, поглощая мелкие планктонные организмы. Захваченная пища вначале попадает в глотку, а потом в желудок. Отсюда берут начало восемь прямых радиальных каналов и такое же количество ветвящихся. Если пипеткой введем в желудок раствор туши, то проследим, как жгутиковый эпителий энтодермы гонит по каналам гастральной системы пищевые частицы. Вначале тушь проникает в неветвящиеся каналы, затем она входит в кольцевой канал и по ветвящимся каналам возвращается обратно в желудок. Отсюда непереваренные частицы пищи через ротовое отверстие выбрасываются наружу.

Половые железы аурелии, имеющие форму четырех незамкнутых или полных колец, расположены в карманах желудка. Когда яйца в них созреют, стенка половой железы разрывается и яйца через рот выбрасываются наружу. В отличие от большинства сцифомедуз, аурелия проявляет своеобразную заботу о потомстве. Ротовые лопасти этой медузы несут по своей внутренней стороне глубокий продольный желоб, начинающийся от ротового отверстия и проходящий до самого конца лопасти. По обеим сторонам желоба расположены многочисленные маленькие отверстия, которые ведут в небольшие полости — карманчики. У плавающей медузы ее ротовые лопасти опущены вниз, так что выходящие из ротового отверстия яйца неизбежно попадают в желоба и, продвигаясь вдоль них, задерживаются в карманчиках. Здесь происходит оплодотворение и развитие яиц. Наружу выходят вполне сформированные планулы. Если поместить крупную самку аурелии в аквариум, то через несколько минут в воде можно заметить массу светлых точек. Это п л а н у л ы, покинувшие карманчики и плавающие при помощи ресничек.

Молодые планулы вскоре скапливаются в верхней части освещенной стороны аквариума. Вероятно, стремление к свету помогает им выбраться из затемненных карманчиков на волю и держаться вблизи поверхности.

Вскоре планулы погружаются на дно, но обязательно в светлых местах. Здесь они продолжают оживленно плавать 2—7 суток, после чего оседают на дно и прикрепляются передним концом к какому-нибудь твердому предмету.

Через 2—3 суток осевшая планула превращается в маленького полипа — сцифистому, имеющего четыре щупальца. Вскоре между первыми щупальцами появляются четыре новых, а затем еще восемь щупалец. Сцифистомы активно питаются, захватывая инфузорий и рачков. Наблюдается также каннибализм — поедание сцифистомами планул того же вида. Сцифистомы могут размножаться почкованием, образуя подобных себе полипчиков. Сцифистома зимует, а следующей весной, с наступлением потепления, в ней происходят серьезные изменения. Щупальца сцифистомы укорачиваются, а на теле появляются кольцевидные перетяжки. Вскоре от верхнего конца сцифистомы отделяется первая эфира — маленькая совершенно прозрачная звездообразная личинка медузы. К середине лета из эфир развивается новое поколение ушастых медуз.

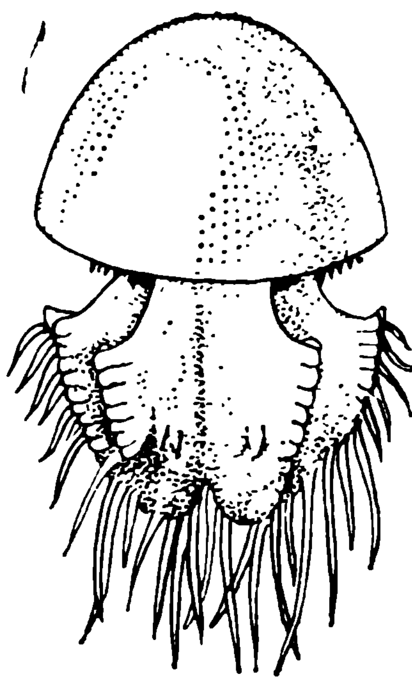


Рис. 162. Съедобная медуза ропилема (Rhopilema esculenta).

Очень сходный образ жизни ведут и другие крупные сцифоидные медузы, например *цианея* (Cyanea). Эти гиганты среди кишечнополостных (известны экземпляры до 2 м в диаметре зонтика, рис. 161) обитают только в холодных водах, и потому их нет в Черном море. Внешне цианея очень красива. Зонтик в центре обычно желтоватый, к краям темно-красный. Ротовые лопасти имеют вид широких малиново-красных занавесок, щупальца окрашены в светло-розовый цвет. Особенно яркой окраской отличаются молодые медузы.

Всем, кто бывал на Черном и Азовском морях, хорошо знакома большая сцифоидная медуза *ризостома*, или *корнерот* (Rhizostoma pulmo, цв. табл. 10). Зонтик этой медузы полусферической или конической формы с закругленной вершиной. Крупные экземпляры ризостомы с трудом помещаются в ведро. Цвет медузы беловатый, но по краю зонтика проходит очень яркая голубая или фиолетовая каемка.

Щупалец у этой медузы нет, зато ее ротовые лопасти разветвляются надвое, причем их боковые стороны образуют многочисленные складки и срастаются между собой. Концы ротовых лопастей складок не несут и заканчиваются восемью корневидными выростами, от которых медуза и получила свое название. Рот у взрослых корнеротов зарастает, и его роль выполняют многочисленные мелкие отверстия в складках ротовых лопастей. Здесь же, в ротовых лопастях, происходит и пищеварение. В верхней части ротовых лопастей корнерота имеются дополнительные складки, так называемые эполеты, усиливающие пищеварительную функцию. Питаются корнероты самыми мелкими планктонными организмами, засасывая их вместе с водой в гастральную полость.

Корнероты — довольно хорошие пловцы. Обтекаемая форма тела и сильная мускулатура зонтика позволяют им продвигаться вперед быстрыми частыми толчками. Интересно отметить, что, в отличие от большинства медуз, корнерот может изменять движение в любом направлении, в том числе и вниз. Купальщики не очень радуются встрече с корнеротом: прикоснувшись к нему, можно получить довольно сильный болезненный «ожог». Держатся корнероты обычно на небольшой глубине вблизи берегов, часто в большом количестве встречаются в причерноморских лиманах.

В тропических морях обитает несколько других видов корнеротых медуз, некоторые из них употребляются в пищу [1] в Японии и Китае. Одна из этих медуз так и называется *съедобная ропилема* (Rhopilema esculenta). Внешне ропилема очень похожа на нашего черноморского корнерота, но отличается от него наличием очень большого числа пальцевидных выростов и желтоватой или красноватой окраской ротовых лопастей и их придатков (рис. 162).

Ропилема живет в теплых прибрежных водах, скапливаясь массами вблизи устьев рек. Замечено, что наиболее интенсивно эти медузы растут после наступления сезона летних ливневых тропических дождей. В период дождей реки выносят в море большое количество органических веществ, способствующих развитию планктона, которым и питаются медузы.

Ропилемы малоподвижны. Их перемещения зависят главным образом от морских течений и ветров. Иногда под влиянием течения и ветра скопления медуз образуют пояса по 2,5—3 км длиной. В некоторых местах побережья Южного Китая летом море становится белым от скопившихся там ропилем, которые колышутся у самой поверхности.

Ловят медуз сачками или специальными орудиями лова, имеющими вид большого мешка из мелкоячеистой сети, надетого на обруч. Во время прилива или отлива мешок надувается течением и в него попадают медузы, которые не могут выбраться вследствие своей малоподвижности.

У добытых медуз отделяют ротовые лопасти и промывают зонтик до полного удаления внутренних органов и слизи. Таким образом, в дальнейшую обработку поступает, по сути дела, только мезоглея зонтика. По образному выражению китайцев, мясо у медуз «хрустальное». Солят медуз поваренной солью в смеси с квасцами. Соленых медуз прибавляют к различным салатам, а также едят в вареном и жареном виде, приправляя перцем, корицей и мускатным орехом. Конеч-

[1] В пищу употребляют также ушастых медуз — *аурелий*.

но, медуза — малопитательный продукт, но все же в соленых ропилемах содержится некоторое количество белков, жиров и углеводов, а также витаминов B_1, B_2 и никотиновой кислоты.

Ушастая медуза, съедобная ропилема и некоторые близкие к ней виды сцифомедуз, по всей вероятности, единственные кишечнополостные, которые употребляются в пищу людьми. В Японии и Китае имеется даже специальный промысел этих медуз, и там ежегодно добывают тысячи тонн «хрустального мяса».

СИДЯЧИЕ МЕДУЗЫ

Среди большого количества разнообразных сцифоидных медуз несколько особняком стоит группа *ставромедуз*, представители которой не способны плавать и ведут донный образ жизни. Форма этих животных довольно своеобразна и внешне несколько напоминает воронку (рис. 163). Тело разделяется на чашечку и ножку. В срединной части чашечки находится ротовое отверстие, окруженное четырьмя складчатыми лопастями. Края чашечки вытянуты в восемь так называемых рук. На конце каждой «руки» имеется пучок маленьких головчатых щупалец. У некоторых ставромедуз между руками на краю зонтика помещается по особому видоизмененному головчатому щупальцу. Это ропалиоиды — органы, служащие для временного прикрепления медуз при движении. У некоторых видов в основании ропалиоида помещается небольшое пигментное пятно, которое, возможно, несет светочувствительную функцию.

Рис. 163. Сидячая сцифомедуза восьмирук (Octomanus).



Ножкой ставромедузы прикрепляются к различным подводным предметам. Мелководные формы обычно поселяются на водорослях. Тело животного полупрозрачное, мезоглея развита очень сильно. Интересно отметить, что цвет животных может быть светло-желтым, оранжевым или бурым, причем окраска тканей ставромедуз всегда соответствует цвету того вида водорослей, на которых данный экземпляр поселился.

Известно около 30 видов этих сцифоидных. Наиболее обычны представители родов *люцернария* (Lucernaria) и *халиклистус* (Haliclystus, цв. табл. 20).

Люцернарии могут быть довольно крупными — 12—15 см в высоту. Они живут в северной части Атлантического океана и в наших северных морях. Один вид люцернарии, изредка встречающийся в Черном море, а также большинство других ставромедуз, в том числе и упомянутый халиклистус, имеют всего 1—3 см в высоту вместе с ножкой. Интересен *восьмирук* (Octomanus), ропалиоиды которого превратились в хватательные органы, напоминающие человеческую руку в рукавице.

Ставромедузы большую часть времени сидят на одном месте, плотно прикрепившись к субстрату присоской, находящейся на конце мускулистой ножки. Они способны медленно передвигаться. Чтобы перейти на новое место, ставромедуза дугообразно изгибает ножку и прикрепляется к водоросли при помощи ропалиоидов. Затем она передвигает ножку в направлении движения и прикрепляется на новом месте. Один «шаг» сделан, за ним следует второй. Движения ставромедузы отличаются медлительностью. Но это типичные хищники. Они подстерегают добычу, свесившись с водных растений и широко раскинув «руки» с многочисленными щупальцами. Своим поведением во время передвижения и охоты они очень напоминают пресноводных полипов — гидр.

Ставромедузы отличаются от остальных сцифоидных не только строением и образом жизни, но и своеобразным жизненным циклом. Из яиц ставромедузы развиваются не планулы, а лишенные ресничек червеобразные личинки. Они некоторое время ползают по дну, а затем собираются

небольшими группами по 3—20 особей, и каждая из них прикрепляется к субстрату передним концом. После этого личинки при помощи стрекательных клеток начинают ловить добычу. Действуя сообща, они могут поймать и убить животных, которые значительно крупнее их самих.

После некоторого периода питания и роста личинки выпочковывают по четыре подобных себе ползающих личинки и превращаются в маленьких полипчиков. Вначале такой полип снабжен четырьмя головчатыми щупальцами, затем появляются еще четыре таких же щупальца. В дальнейшем на верхней части полипа вырастают восемь «рук». Таким образом, взрослое животное развивается из личинки постепенно. Чередования полипоидного и медузоидного поколений в жизненном цикле ставромедуз нет.

Как же следует трактовать строение ставромедузы, что это — медуза или полип? Известный зоолог прошлого века Э. Геккель считал их медузами. Он предполагал, что они приобрели ножку и утратили зонтик в связи с переходом к донному образу жизни. Геккель даже описал несколько медуз, строение которых было как бы промежуточным между сидячими и свободноплавающими сцифоидными. Однако после Геккеля никто таких медуз не видел, да и, судя по его рисункам, эти «промежуточные» медузы скорее всего были просто поврежденными экземплярами корономедуз. Тем не менее в рассуждениях сторонников медузной природы ставромедуз довольно много справедливого. Ставромедузы имеют половые железы, гастральные нити в желудке и складчатые ротовые лопасти. Все эти признаки характерны для сцифоидных медуз и отсутствуют у сцифистом. С другой стороны, в строении ставромедуз явственно проступают черты организации сцифистомы. Сходна их форма тела. Гастральная полость тех и других разделена на четыре боковые камеры и центральный желудок. Внутри септ они имеют впячивания — воронки, которые заканчиваются *мускульными тяжами*, идущими вдоль ножки.

Несомненно, что в строении ставромедуз имеется какая-то двойственность: по одним признакам это медузы, по другим — сцифистомы. Но возможно и третье решение вопроса.

Попробуем представить себе ставромедузу как сцифоидного полипа, который начал отделять от себя медузу, как это характерно для полипов других групп сцифоидных. Медуза только начала формироваться на верхнем конце полипа, но не отделилась. У нее возникли складчатые ротовые лопасти, появились гастральные нити, образовались половые железы, но отделения от сцифистомы не произошло. Если это предположение правильно, тогда становится понятным и жизненный цикл ставромедуз, в котором нет смены двух различно устроенных поколений.

Таким образом, ставромедуза может рассматриваться как очень необычный организм, соединяющий в себе признаки и медузы, и полипа.

КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)

ПОДКЛАСС ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (OCTOCORALLIA)

ОТРЯД АЛЬЦИОНАРИИ, ИЛИ МЯГКИЕ КОРАЛЛЫ (ALCYONACEA)

Понятие «коралл» обычно связывается с чем-то твердым. Таковы в действительности многие кораллы. Но есть и мягкие кораллы — *альционарии* (цв. табл. 25). К ним относятся наиболее просто организованные колониальные полипы, скелет которых состоит из многочисленных беспорядочно разбросанных в мезоглее известковых игл — спикул. Центральный (осевой) скелет у альционарий никогда не образуется, и это препятствует формированию высоких колоний. У примитивных альционарий колонии стелющиеся, а у высокоорганизованных — массивные дольчатые, шаровидные или грибовидные, прикрепляющиеся к субстрату широким основанием. Некоторые мягкие кораллы способны укрепляться и в илистых грунтах. Отдельные полипы колонии связаны между собой очень слабо. Вытянутые трубчатые гастральные полости первичных полипов даже в самой массивной колонии пронизывают ее полностью, от поверхности до основания, что также препятствует формированию высоких колоний.

Только в стенках тела полипов спикулы располагаются упорядоченно. Они группируются в восемь продольных тяжей, в которых лежат елочкой, под углом друг к другу. Ниже венчика щупалец располагается кольцо из поперечно ориентированных спикул. В целом такое расположение спикул, напоминающее корону с высокими зубцами, позволяет полипам в момент опасности или в состоянии покоя втягивать внутрь верхнюю часть полипа. Зубцы «короны» при этом сближаются и образуют подобие защитной крышечки.

Альционарии — наиболее многочисленный отряд восьмилучевых кораллов. Они широко распространены в морях и океанах, встречаясь от приполярных районов до экватора и от литорали до абиссальных глубин. Однако более 80%

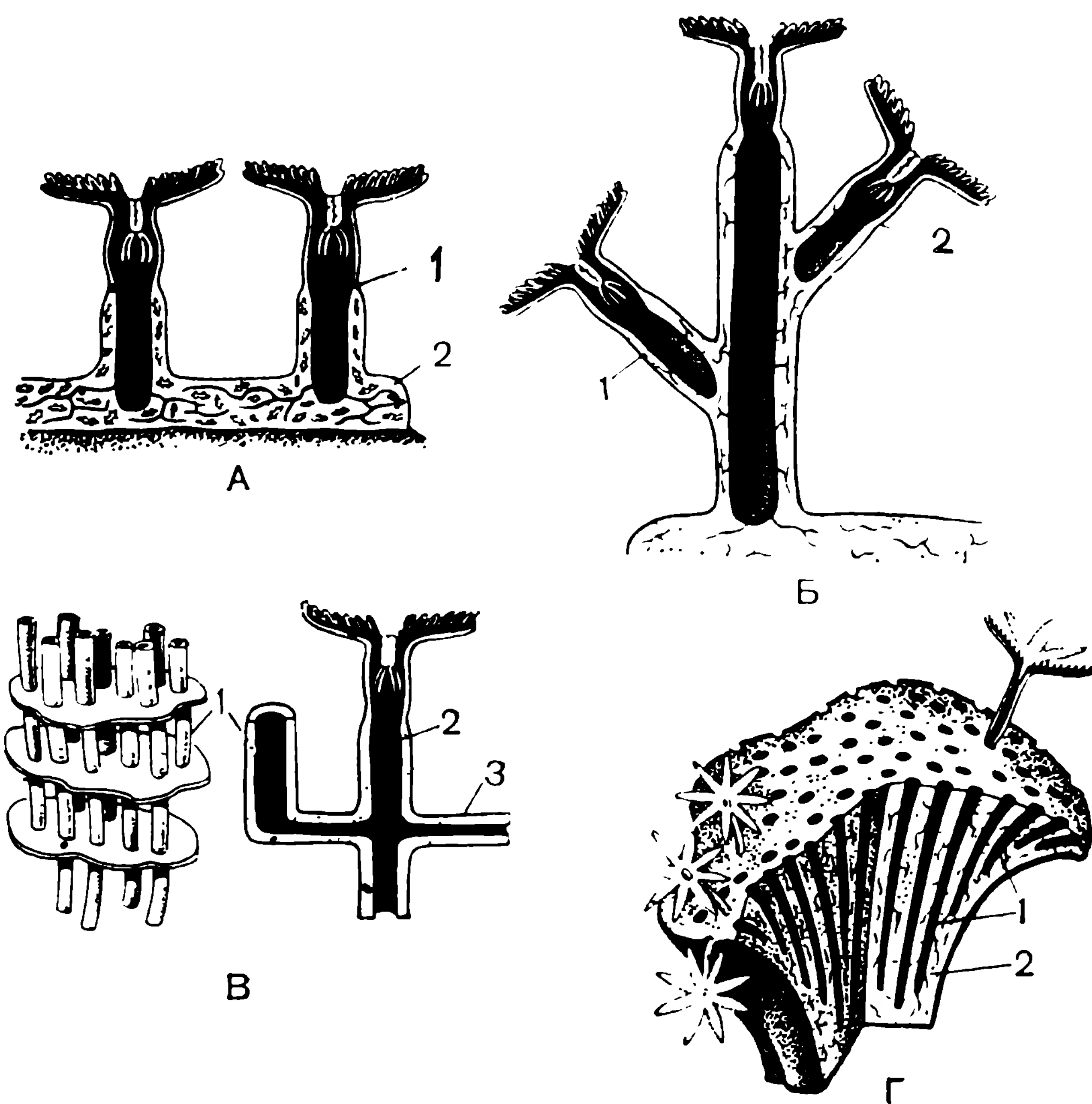


Рис. 164. Типы строения колоний альционарий:

А — Stolonifera. От лентовидного основания поднимаются отдельные полипы: *1* — гастральная полость полипов; *2* — цененхима с энтодермальными каналами; *Б* — Telestacea (участок колонии): *1* — первичный полип; *2* — вторичный полип; *В* — схема строения колонии органчика: *1* — скелетная трубочка; *2* — гастральная полость полипа; *3* — обызвествленная скелетная поперечная пластинка; *Г* — Alcyonacea: *1* — гастральные полости полипов; *2* — массивная мезоглея с энтодермальными каналами.

видов обитают на мелководье тропического пояса, причем большинство из них — в водах Индонезии и Северной Австралии. В холодные приполярные воды проникает всего несколько видов. Не более 2% встречается на глубине свыше 1000 м, а в абиссаль Мирового океана (на глубину свыше 3 км) проникло всего шесть видов.

В отряде Alcyonacea различают до 40 родов и 1300 видов, неравномерно распределяющихся между тремя подотрядами — Stolonifera, Telestacea и Alcyonacea (рис. 164). Два первых подотряда объединяют самых примитивно устроенных альционарий. Для *столонифер* характерны стелющиеся колонии, от лентовидного или мембрановидного основания (столона) которых поднимаются кверху отдельные полипы. Друг с другом они связаны каналами, проходящими в мезоглее столона. Лишь у немногих тропических форм, обладающих сравнительно высокими полипами, между ними на разных уровнях могут образовываться перекладины из поперечных тяжей ценосарка, тоже пронизанных каналами. Такая особенность строения наряду с тенденцией спикул к слиянию привела к возникновению у двух видов с т о л о н и ф е р своеобразных колоний, у которых слившиеся спикулы образуют в мезоглее полипов трубочки, сетчатые у одного и сплошные у другого вида. На песчаных пляжах тропического пояса часто можно найти выброшенные прибоем куски колоний кораллов, окрашенные в ярко-малиновый цвет. Они состоят из многочисленных сплошных трубочек, связанных между собой десятками поперечных пластинок. Это колонии Tubipora musica (рис. 164, цв. табл. 22, 24). У живых *тубипор* в трубочках заключены гастральные полости полипов, а в поперечных перекладинах — каналы, посредством которых гастральные полости соединяются друг с другом. Трубочки первичных полипов достигают значительной длины. Поскольку колония разрастается, как шар, по всем направлениям, расстояние между этими трубочками должно было бы увеличиваться. Однако этого не происходит, так как пространство между ними постоянно заполняется новыми трубочками, растущими уже не от основания колонии, а от поперечных пластинок. В этих трубочках заключены гастральные полости вторичных полипов. В целом строение колонии напоминает орга́н, что и отражено в русском названии этого коралла — *органчик* (цв. табл. 22, 25).

Во время прилива полипы органчика высовываются из трубочек. Тогда колония приобретает ярко-зеленый цвет — цвет мягких тканей самих полипов и их щупалец. При опасности полипы быстро втягиваются обратно и колония вновь становится малиновой. Органчики широко распространены на коралловых рифах и вместе с мадрепоровыми кораллами относятся к рифообразователям. Сейчас на рифах обитает только один вид тубипор, но в прошлые геологические периоды эти кораллы достигали большого видового разнообразия.

У второго подотряда альционарий — *телестаций* — первичные полипы тоже образуются на стелющемся столоне, но они много выше, чем у столонифер, и от их боковых поверхностей отходят короткие вторичные полипы (рис. 164). Среди коралловых полипов только телестации способны наравне с другими организмами-обрастателями поселяться на подводной части судов.

Интересно отметить, что большая часть альционарий, встреченных в абиссали, относится к примитивным подотрядам (из глубоководных видов — четыре *столониферы*, а один — *телестации*). Это говорит в пользу поддерживаемого многими гидробиологами предположения о том, что большие глубины океана в основном заселены очень древними организмами.

Колонии высших альционарий (Alcyonacea) отличаются очень сильным развитием мезоглеи, что нередко определяет и самую форму их колоний — неправильно древовидную с толстыми ветвями или приземистую грибовидную, как, например, у Sarcophyton, Anthomastus и др. К этой группе относятся наиболее крупные альционарии. Так, колонии Sarcophyton могут достигать 1 м в диаметре.

Полипы альционарии, как правило, очень длинные с вытянутой гастральной полостью, которая погружена в толщу мезоглеи (рис. 164). Над поверхностью колонии обычно выдаются лишь короткие верхние части полипов, несущие щупальца. К этому подотряду относятся хорошо известные дольчатые колонии Alcyonium digitatum, которые отдаленно напоминают кисть человеческой руки (цв. табл. 22), и не только формой, но и бледной желтовато-оранжевой окраской. Не удивительно поэтому, что жители побережья европейских стран независимо друг от друга назвали эту альционарию «рукой». A. digitatum — наиболее обычный вид альционарий в европейских водах. Колонии его встречаются в Средиземном море, вдоль берегов Испании, Португалии и Франции, в Северном и Норвежском морях. Изредка они попадаются в проливах Скагеррак и Каттегат. Но опресненных вод Балтийского моря эти альционарии уже не переносят. A. digitatum — преимущественно мелководный вид, хотя может проникать и в нижнюю сублитораль и даже в батиаль. В Бискайском заливе, например, его колонии были обнаружены на глубине 718 м. В состоянии покоя колонии A. digitatum малозаметны и сливаются с красками подводного ландшафта. Но время от времени невзрачные комья сжавшегося коралла начинают набухать и расправляться, а короткие и толстые «пальцы» колонии вытягиваются. При этом над поверхностью расправившейся колонии поднимаются и распускаются очень красивые «цветы» — полипы, достигающие 3 мм в длину. Их нежные, почти прозрачные стенки окрашены в легкий желтый цвет, перистые щупальца белые. Но через определенное время все полипы охватываются волной сокращения. Первыми начинают сжиматься щупальца. Они подворачиваются внутрь, становясь совсем коротенькими, и укладываются над ротовым диском. После сжатия щупалец мышцы, расположенные на валиках септ, начинают тянуть полипа вниз. Из-за этого нижняя его часть, находящаяся под кольцом из спикул, выпячивается, образуя кольцевую складку, которая в процессе сокращения смыкается над полипом. Сам он оказывается втянутым внутрь собственной гастральной полости и целиком погружается в тело колонии. На ее поверхности остается лишь маленькое кратерообразное углубление. Вскоре еще недавно расправленная колония приобретает вид бесформенного комка.

Набухание и сокращение колоний происходит регулярно два раза в день — утром и после полудня. Раньше считалось, что ритм набухания и сжатия колонии связан с приливо-отливным колебанием уровня моря, но, по-видимому, он подчинен иным, внутренним механизмам. Правильный суточный ритм наблюдается и у других альционарий. У средиземноморского вида A. palmatum колония в стадии сокращения очертаниями напоминает молодой кактус опунцию, но окрашена она не в зеленый, а в мясо-красный или коричневый цвет. Распустившаяся колония A. palmatum очень красива. Она становится древовидной, стенки ее почти прозрачны. Меняется и окраска — основание сохраняет красный цвет, но ветви приобретают нежно-розовый или желтый оттенок. Над поверхностью ветвей возвышаются изящные белые полипы. Сходным образом ведет себя и *беломорская герсемия* (цв. табл. 25).

Альционарии нуждаются в притоке насыщенной кислородом свежей воды. Когда колония находится в активном состоянии, вода непрерывно прогоняется через нее и обеспечивает необходимым количеством кислорода. Экспериментально выявлено, что если содержание его в воде недостаточно, колонии остаются расправленными целые сутки.

В активном состоянии распустившиеся полипы находятся в напряженном ожидании пищи. Их жертвой становятся проплывающие мимо мелкие ракообразные и их личинки — науплиусы. Стрекательные нити парализуют, а вытянутые тонкие щупальца крепко схватывают добычу. Затем щупальца несколько сокращаются, подтягиваясь к ротовому диску. Концы их изгибаются и проталкивают схваченную пищу в ротовое отверстие. Через глотку пищевой комок продвигается уже благодаря волнообразным сокращениям ее стенок. Комок, попавший в гастральную полость, обволакивается мезентериальными нитями, расщепляется на части и переваривается. Но есть и такие альционарии (Clavularia, Xenia и др.), которые существуют в основном благодаря фотосинтезу симбиотических одноклеточных водорослей, населяющих их энтодерму (цв. табл. 24).

Красивые древовидные колонии образуют альционарии из семейства Nephthyidae. Это семейство наиболее богато видами. Они довольно широко распространены в морях и океанах, обитая преимущественно на мелководье тропического пояса. В наших северных и дальневосточных морях, а также в северных частях Атлантического и Тихого океанов встречаются четыре вида нефтиид. Наиболее широко распространены в наших водах представители рода Gersemia (рис. 143), в Белом море обычна G. fruticosa. Колонии ярко окрашены и состоят из широкого основания, от которого поднимается вверх толстый ствол. На ветвях расположены многочисленные, очень густо сидящие полипы. В состоянии покоя они целиком втягиваются внутрь ветвей, в активном состоянии расправляются и становятся почти прозрачными. Эти альционарии обычно поселяются на выступах скал или на камнях, образуя иногда очень густые заросли. В подходящих гидрологических условиях живут на песке и даже на илистых грунтах.

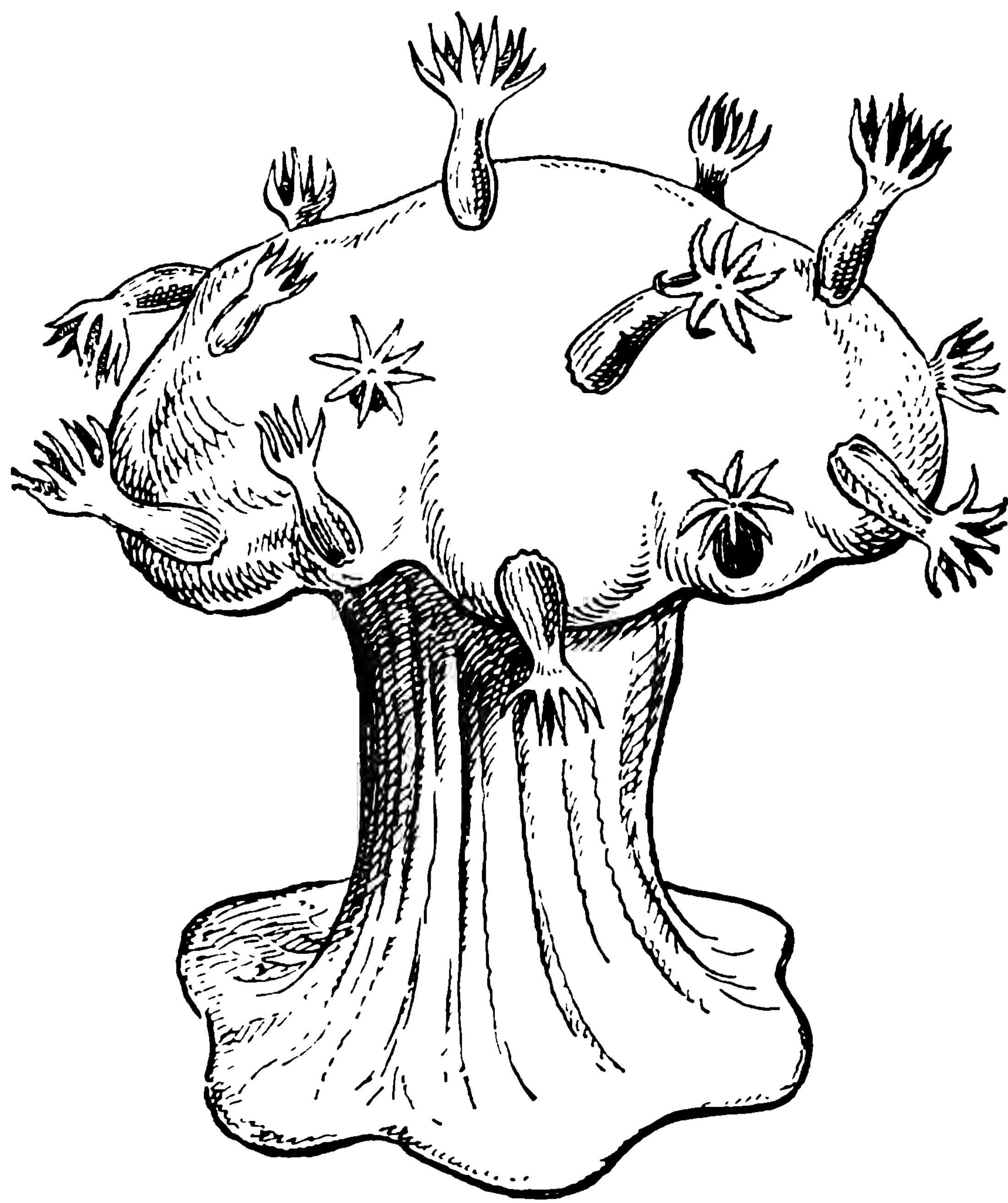
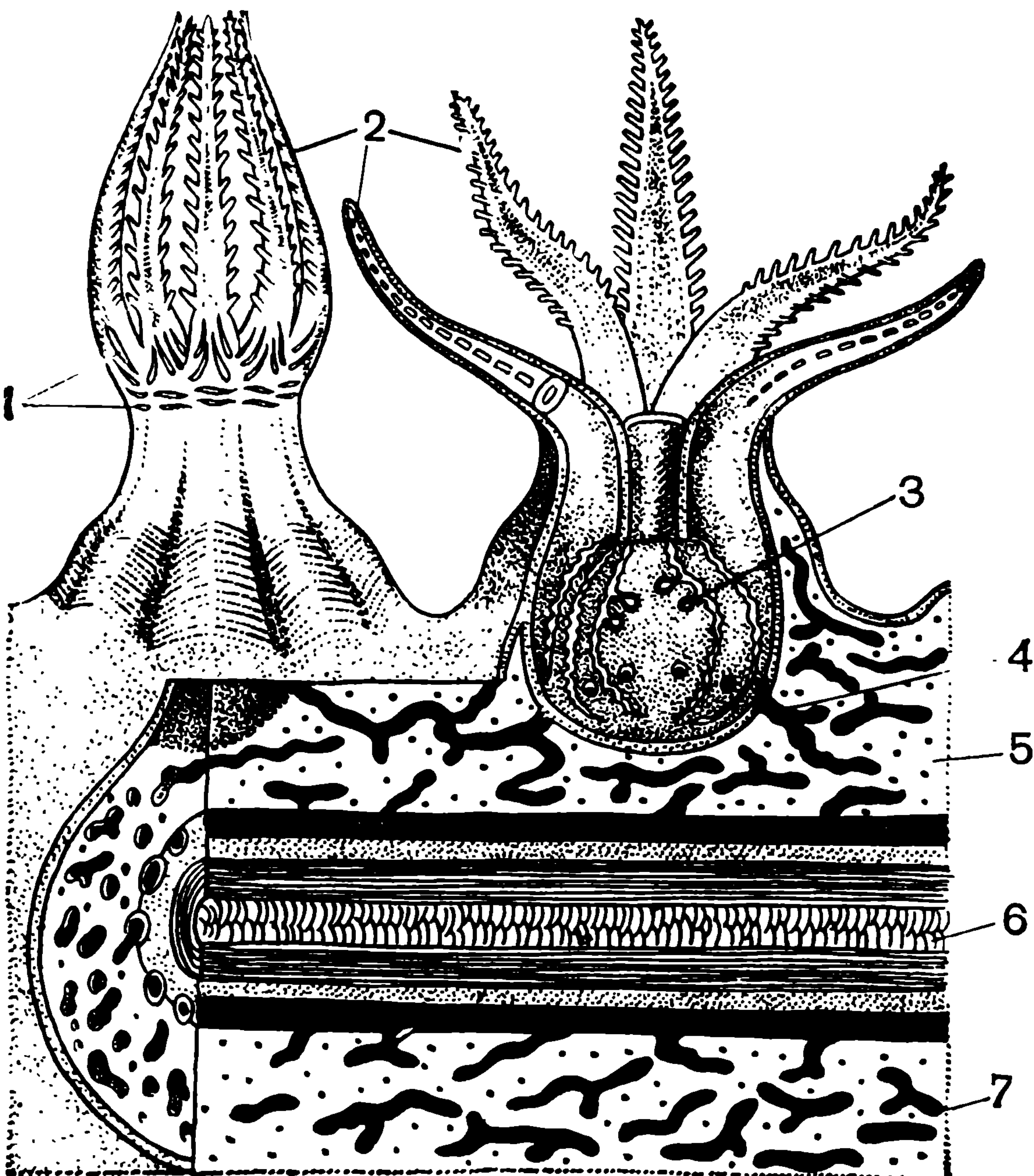


Рис. 165. Грибовидная колония мягких коралловых полипов антомастус (Anthomastus).

Рис. 166. Схема строения колоний горгонарий:

1 — расположение спикул в теле полипа; *2* — полые щупальца с пиннулами; *3* — гонады на мезентериальных нитях; *4* — энтодермальные каналы, открывающиеся в гастральную полость полипа; *5* — мезоглея, пронизанная энтодермальными каналами (цененхима); *6* — осевой скелет колонии; *7* — энтодермальные каналы.



Чрезвычайно своеобразным строением обладают колонии альционарий из рода Anthomastus, которые удивительно напоминают гриб. Колония состоит из морщинистой высокой ножки и округлой или плоской шляпки. Ножка не имеет полипов, они образуются только на поверхности шляпки. Таким необычным способом и решается задача отделения полипов от грунта (рис. 165). У Anthomastus мы впервые сталкиваемся с явлением диморфизма полипов у восьмилучевых кораллов. Крупные кормящие полипы — аутозоиды, количество которых, как правило, не превышает 15—30, обладают обычным для Octocorallia строением. Аутозоиды покрывают поверхность шляпки неравномерно и располагаются преимущественно по ее краю. Оставшееся пространство занимают погруженные в тело колонии сифонозоиды. Размер их не превышает 1 мм и сидят они очень густо. Любопытно, что у Anthomastus сифонозоиды, создающие ток воды в колонии, несут еще одну функцию — на их радиальных перегородках образуются половые клетки. Ярко окрашенные в красный цвет с различными оттенками, колонии Anthomastus встречаются во многих морях и океанах земного шара и обитают как на мелководье, так и на сравнительно большой глубине. Однако это довольно редкие животные и попадаются они не часто. Так же как и у других кишечнополостных, у Alcyonaria возникают приспособления к существованию в различных условиях. У форм, обитающих на мелководье, в полосе прибоя, скелет, как правило, развит слабо. Гибкость колонии спасает ее от ударов набегающих волн. Но такое же значение имеет и свойственный некоторым видам массивный скелет.

Размеры альционарий очень изменчивы. Формы, обитающие на мелководье, образуют более крупные колонии, чем те, которые развиваются на больших глубинах.

ОТРЯД ГОРГОНАРИИ, ИЛИ РОГОВЫЕ КОРАЛЛЫ (GORGONACEA)

К *горгонариям* относятся колониальные коралловые полипы, по форме и размерам колоний самые разнообразные среди всех восьмилучевых кораллов. Для горгонарий, в отличие от альционарий, характерно наличие плотного осевого скелета, пронизывающего ствол и ветви колонии (рис. 166). Именно это позволяет им строить высокие бичевидные и древовидные, часто ажурные колонии (цв. табл. 26, 27). У более просто организованных форм осевой скелет строится из известковых спикул, спаянных известью или роговым веществом (подотряд Scleraxonia), а у высших — из слившихся концентрических роговых пластинок (подотряд Holaxonia). В состав мезоглеального скелета горгонарий входят

известковые спикулы в виде игл, палочек, веретен, густо покрытых бугорками и коническими выступами, и чешуек, которыми как броней покрыта вся внешняя часть тела полипов. У некоторых видов под венчиком щупалец образуется корона из защитных игл и треугольных чешуек (рис. 167).

Колонии горгонарий прочно прикрепляются к твердому субстрату расширенной базальной частью осевого скелета (рис. 168). Лишь немногие виды способны жить на мягком грунте. В основном это глубоководные формы, у которых вместо прикрепительной пластинки обычно развиваются корневидные или лопатовидные выросты. На прибрежном мелководье, верхних частях материкового склона и на подводных горах — основных местах обитания этих кораллов — горгонарии многочисленны и разнообразны только там, где находят необходимый для укрепления скалистый грунт. На соседних участках, где дно песчаное или илистое, встречаются единичные низкорослые колонии.

Роговые кораллы распространены повсеместно, но особенно многочисленны они в водах тропического пояса. Из 1200 известных сейчас видов лишь немногие приспособились к жизни в полярных районах. Так, в субарктических водах встречены восемь видов горгонарий, а на мелководье арктических морей — только один (Primnoa resedaeformis). Около 30 видов обитает в Антарктиде. Роговые кораллы — преимущественно мелководные животные. На глубину свыше 1000 м проникает не более 20% видов. Горгонарии могут существовать только в воде с нормальной океанической соленостью. Вот почему в Черном и Балтийском морях эти кораллы не встречаются.

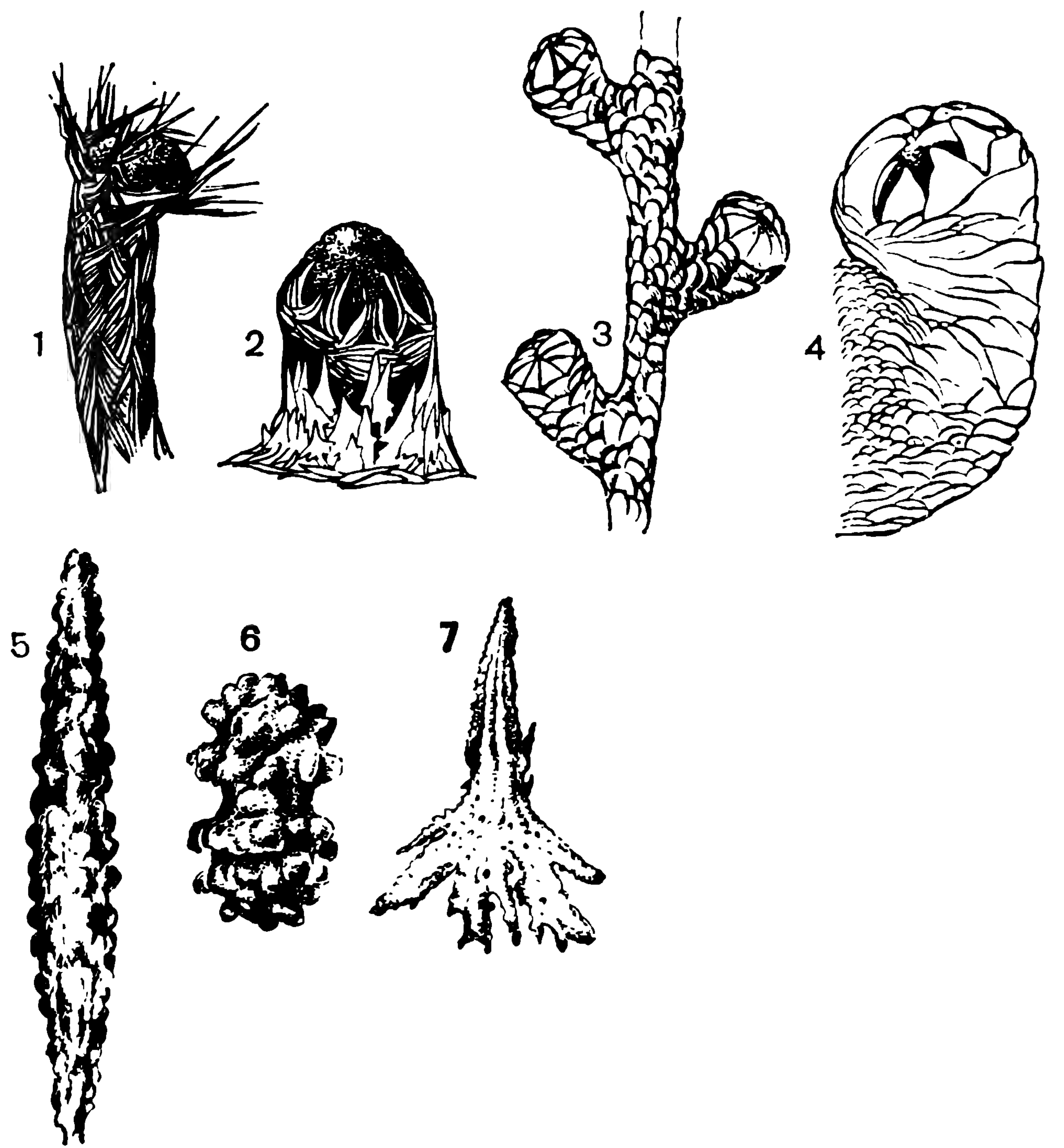


Рис. 167. Расположение и строение спикул горгонарий.

Вверху — расположение спикул в теле полипов: *1* — Acanthogorgia. Палочковидные спикулы, лежащие в восемь продольных рядов, образуют цилиндр, в который заключен полип. На верхнем конце венчик из длинных защитных игл; *2* — Paramuricea. Чешуйчатые склериты укрепляют основание чашечки полипа; *3* — Plumarella. Чешуйчатые склериты одевают тело полипов и ветви колонии плотной броней; *4* — Chalcogorgia. На верхнем конце полипа образуется корона из защитных треугольных чешуек. *Внизу* — типы строения спикул: *5*, *6* — палочковидные спикулы Rissea; *7* - чешуйчатый склерит Paramuricea.

Сведения о питании горгонарий немногочисленны. Есть данные о том, что эти кораллы — микрофаги, т. е. питаются простейшими, бактериями или частицами детрита, которые оседают на щупальцах полипов и подгоняются ко рту ресничками. Но наблюдения над биологией благородного коралла показали, что щупальца полипов могут вытягиваться в длинную тонкую нить, посредством которой захватывается относительно крупная добыча, такая, как планктонные рачки и их личинки — науплиусы, после чего нить скручивается в тугую спираль и подносит пищу ко рту. Некоторые горгонарии, возможно, существуют за счет продуктов обмена симбиотических водорослей.

У низших горгонарий — *склераксоний* осевой скелет, состоящий из спаянных между собой спикул, не отличается особой прочностью, и поэтому они редко образуют высокие колонии. Однако среди сравнительно глубоководных представителей рода Paragorgia встречаются и очень крупные экземпляры. Известны, например, древовидные колонии P. arborea, высота которых достигает 2 м. Чтобы такая гигантская колония не рухнула под собственной массой или под напором придонных течений, этой горгонарии приходится строить толстый осевой скелет, диаметр которого в нижней части ствола составляет 15 см. Очень твердый монолитный известковый скелет, звенящий при ударе, образуется у склераксоний рода Corallium. К этому роду принадлежит *красный*, или *благородный*, *коралл* C. rubrum, известный как материал для изготовления украшений. Благодаря высокой концентрации окиси железа осевой скелет и спикулы благородного коралла окрашены в различные оттенки красного цвета — от слабо-розового до темно-красного, иногда почти черного. На фоне ветвей колонии красиво выделяются чисто белые полипы (цв. табл. 22).

Благородный коралл встречается в Средиземном море и Атлантическом океане у Канарских островов, на глубине от 30 до 200—300 м. Для добычи красных кораллов используют приспособление, состоящее из деревянной крестовины, к которой привязаны грузы и куски крупноячеистой сети. При протягивании такой снасти по дну кораллы запутываются в ячеях сети и отламы-

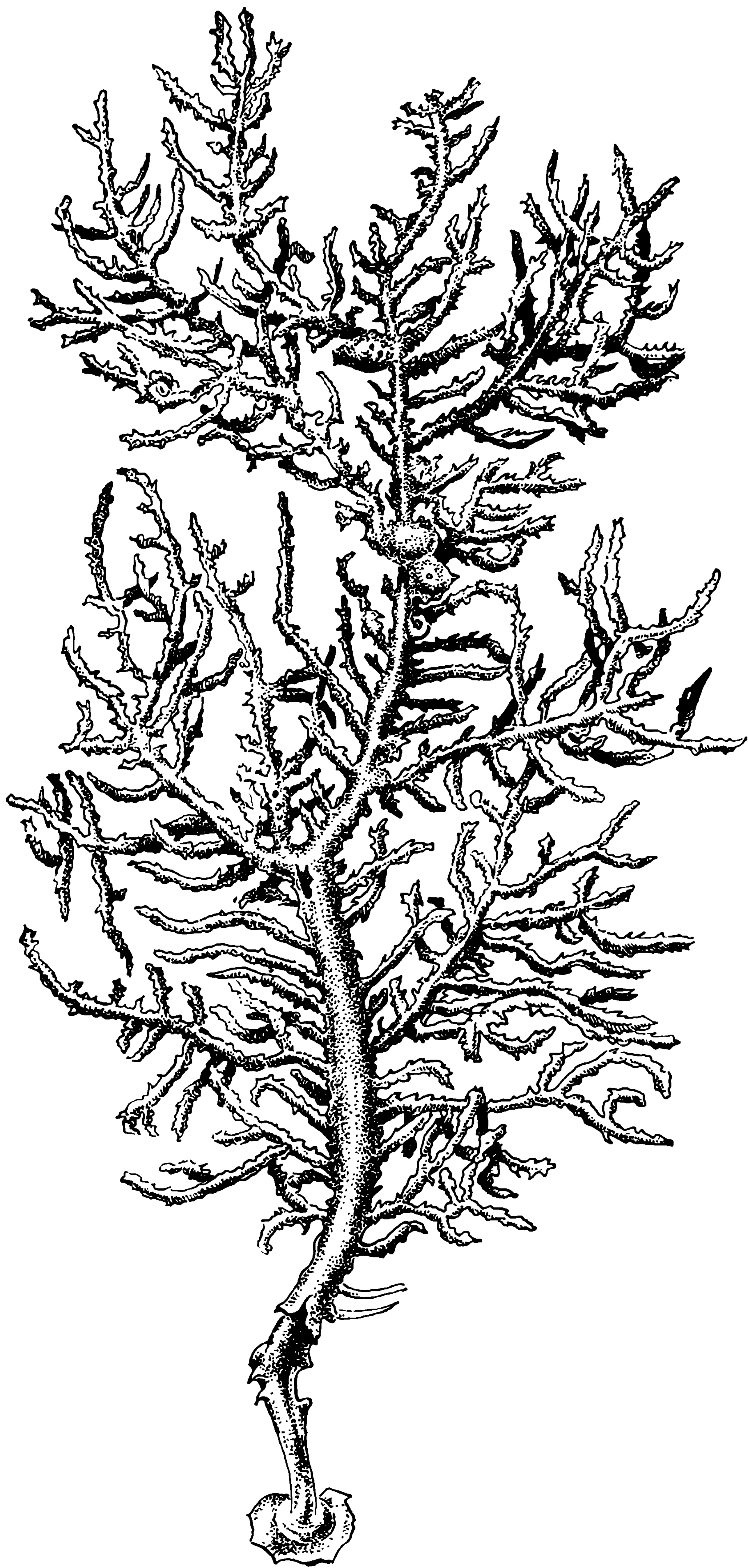


Рис. 168. Колония горгонарии лептогоргия (Leptogorgia).

ваются. С небольшой глубины их добывают аквалангисты. В настоящее время, когда численность благородного коралла в Средиземном море сильно подорвана хищническим сбором и вследствие загрязнения прибрежных вод, ведется промысел других видов Corallium, обитающих у берегов Японии. Колонии этих видов крупнее средиземноморских и достигают 1 м высоты. Скелет их также окрашен в красный цвет и пригоден для различных поделок.

У склераксоний семейств Corallidae и Paragorgiidae описан диморфизм полипов. Наряду с крупными кормящими особями — аутозоидами имеются и многочисленные мелкие сифонозоиды. Колонии высших горгонарий — *голаксоний* мономорфны, их полипы представлены только аутозоидами.

Осевой скелет голаксоний состоит из рогового вещества горгонина, в той или иной мере пропитанного известью. Склериты, разбросанные в мезоглее, не принимают участия в его построении. Цвет скелета зависит от степени обызвествления и от присутствия окислов железа и других соединений, а потому может варьировать от чисто белого до коричневато-черного. У многих голаксоний роговые стержни обладают очень эффектным металлическим отливом. Они похожи на тонкий прут из темной, позеленевшей бронзы. Один из родов даже называется Metallogorgia — *металлические горгонарии.*

Роговой стержень голаксоний очень прочен и в то же время гибок. Поэтому им свойственны длинные бичевидные или высокие ветвящиеся колонии с самым разнообразным характером ветвлений: перистые, мутовчатые, вееровидные. Пожалуй, наиболее красивы вееровидные колонии. Таковы обитающие у берегов Кубы виды Gorgonia, которых называют *веером Венеры.* Их многочисленные веточки сливаются между собой, отчего колония приобретает вид широкой перфорированной пластины, иногда достигающей 2 м в высоту и 1,5 м в ширину. Поселяются они в зоне прибоя, но их роговой скелет обладает такой гибкостью, что гигантские веера, наклоняясь под ударами волн, краями почти касаются грунта. Жить на глубине они не могут, так как нуждаются в солнечном свете. По-видимому, горгонии в значительной мере существуют за счет продуктов фотосинтеза своих симбионтов — водорослей. Однако характер расположения их сетевидных колоний против тока воды позволяет предполагать, что они используют и приносимую ею пищу. Эти изящные колонии чрезвычайно ярко окрашены.

Вместе с другими горгонариями они образуют целые подводные леса, как бы окрашенные в осенние краски — желтые, красные, коричневые и фиолетовые.

Не менее изящны и перистые колонии, например частая в наших дальневосточных морях на глубине от 100 до 500 м Plumarella longispina. Вся колония нежно-розового цвета, ветвится в одной плоскости. В европейских водах очень обычна горгонария Eunicella verrucosa, обитающая в Средиземном море на глубине до 5 м. И у этого вида ветви колонии лежат в одной пло-

скости. Кусты Eunicella, достигающие нескольких десятков сантиметров, обычно окрашены в красный цвет, но встречаются и желтые и коричневые колонии. Eunicella — излюбленный объект для наблюдений в аквариумных условиях. В проточной воде, насыщенной кислородом, ее удается содержать в течение нескольких месяцев. В отличие от мелководных альционарий и морских перьев, в жизнедеятельности которых наблюдается правильный суточный ритм, полипы Eunicella расправляются и сокращаются независимо друг от друга. Поэтому на живой колонии часть полипов все время находится в активном состоянии. При слабом механическом раздражении какого-нибудь одного полипа только он и отвечает сокращением. Лишь сильное раздражение может вызвать сокращение соседних полипов.

Несколько особняком стоят горгонарии семейства *изидид* (Isididae), или *белых кораллов*, осевой стержень которых состоит из чередующихся коротких чисто роговых и длинных, сильно пропитанных известью участков. Благодаря такому строению стержня бичевидные или древовидные колонии изидид кажутся членистыми.

В Индийском океане, а также в Красном и Карибском морях местные жители добывают колонии горгонарий (обычно Euplexaura antipathes), скелет которых состоит почти из чистого рогового вещества и красиво окрашен в темно-коричневый цвет. Из этого материала вытачивают украшения, мундштуки и амулеты. Тем не менее голаксонии до сих пор не были предметом интенсивного промысла. Биохимические исследования последних лет показали, что ткани этих кораллов очень богаты биологически активными веществами — простагландинами, ценными компонентами многих современных медицинских препаратов. Поэтому можно ожидать, что в ближайшее время промысел голаксонии значительно возрастет.

ОТРЯД МОРСКИЕ ПЕРЬЯ (PENNATULACEA)

Общая характеристика. *Морские перья* образуют неразветвленные, часто довольно крупные и ярко окрашенные колонии (рис. 169, цв. табл. 22). Они состоят из мясистого ствола, представляющего собой разросшееся и сильно видоизмененное тело первичного полипа, от которого отпочковываются мелкие вторичные особи. У некоторых видов (Pennatula и др.) вторичные полипы могут сливаться основаниями, образуя подобие широких выростов — «листьев» (рис. 170, *Б*). Размер последних определяется числом вошедших в их состав особей.

В отличие от других кишечнополостных, морские перья не прирастают к субстрату. Нижний вздутый конец их колонии свободно втыкается в мягкий грунт и заякоривается в нем. Хотя морские перья по большей части сидят на дне неподвижно, они способны передвигаться и укрепляться на новом месте.

Для всех морских перьев характерен диморфизм вторичных полипов. Их колония делится на два отдела: верхний — полипоидный и нижний — стебель. На полипоидной части образуются аутозоиды и сифонозоиды. Стебель же, как правило, свободен от полипов, хотя у некоторых видов сифонозоиды развиваются и на нем.

Морские перья имеют сильно развитую систему энтодермальных каналов, слагающуюся из двух частей — центральной и периферической. Центральная часть представлена четырьмя основными каналами, пронизывающими всю колонию. Два из них — продолжение радиальных карманов гастральной полости первичного полипа, два других — вторичные образования. Периферическая часть состоит из сложной сети каналов, которые связывают гастральные полости вторичных полипов между собой и с основными продольными каналами. Вся система заполнена водой и представляет собой особый гидроскелет.

Морским перьям свойственна хорошо развитая мышечная система. В ней различают мощную кольцевую мускулатуру, слой продольных мышечных тяжей и слой косых мышц, прикрепляющихся одним концом к стержню колонии. Это по сравнению с другими коралловыми полипами обеспечивает произвольное изгибание колонии. Попеременные сокращения кольцевых и продольных мышц стебля колонии вызывают перекачивание жидкости в каналах. Концевая часть стебля то раздувается и укорачивается, то спадает и удлиняется. Благодаря сокращениям морское перо закапывается в грунт, заякоривается в нем или переползает на новое место.

Для пеннатулярий характерно наличие сложной общеколониальной нервной системы, связывающей между собой все отделы колонии. Специализированных органов чувств у них нет.

Морские перья — хищники. Они питаются преимущественно зоопланктоном, в основном копеподами. Но в гастральной полости полипов были обнаружены также остатки диатомовых водорослей, а иногда и многощетинковых червей. Питание морских перьев тесно связано с суточным ритмом смены активного и пассивного состояний (см. ниже).

Пеннатулярии раздельнополы. Как правило, женские колонии оказываются гораздо более многочисленными, чем мужские. Половые клетки образуются исключительно в аутозоидах. Оплодотворение в большинстве случаев происходит во внешней среде. Зрелые яйца попадают сначала в гастральную полость полипов, а за-

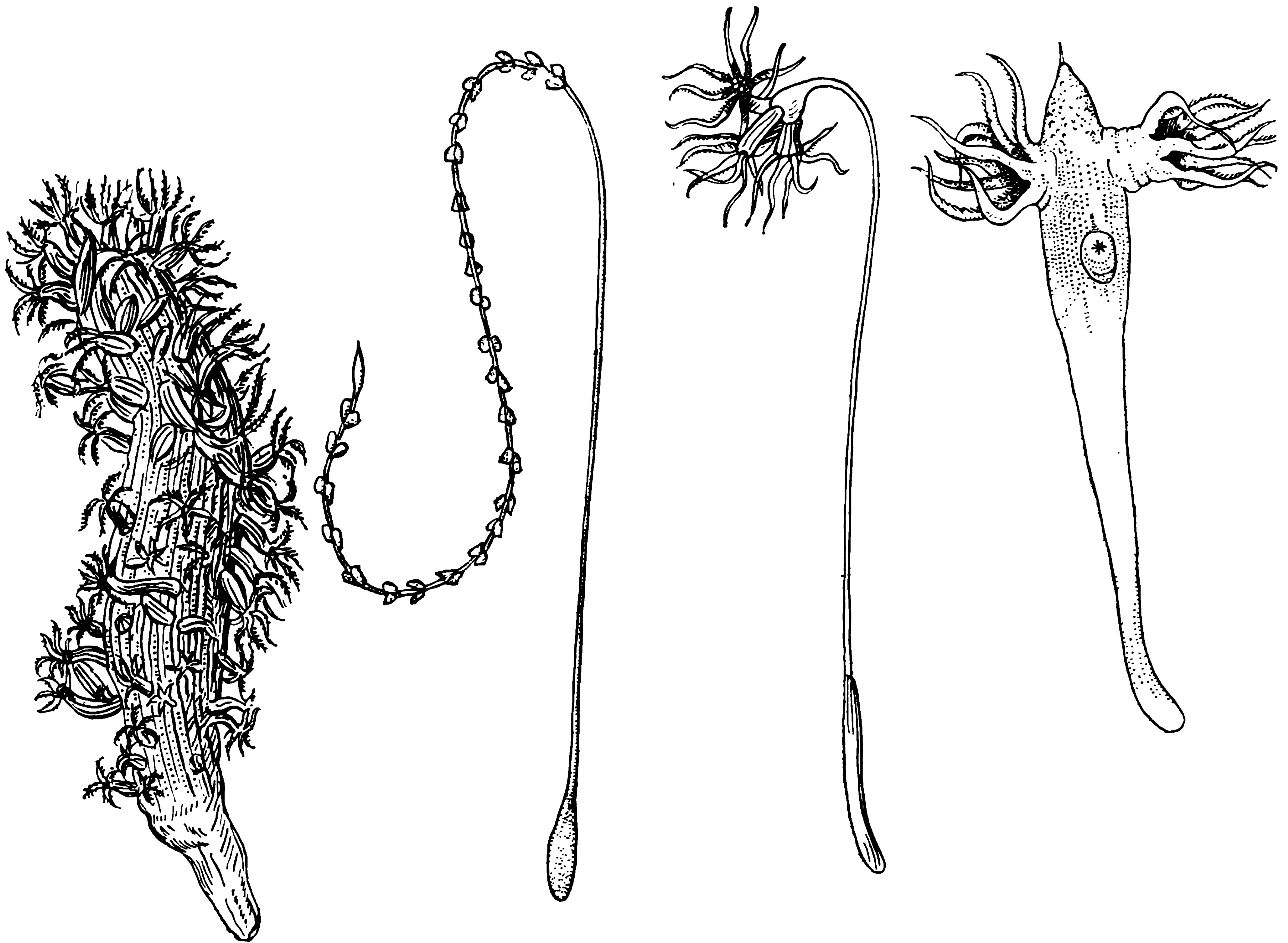


Рис. 169. Морские перья:
слева направо — веретиллум (Veretillum); виргулярия (Virgularia); умбеллула (Umbellula); кофобелемнон (Kophobelemnon).

тем антиперистальтическими сокращениями глотки выбрасываются в воду. Нерест колоний происходит одновременно, при этом мужские колонии выделяют половые продукты в таком количестве, что вода вокруг них становится молочно-белой. Лишь у немногих видов оплодотворение происходит в гастральной полости и в воду выпускаются уже сформированные личинки — планулы. Бесполое размножение колоний встречается крайне редко. Только у одного вида — Pennatula prolifera известно размножение делением, при котором сразу образуется новая колония. Происходит это следующим образом. Верхняя часть молодой колонии, на которой имеется несколько полипов и куда не доходит осевой стержень, начинает отшнуровываться от материнской колонии и в конце концов полностью отделяется от нее. У новообразованной колонии вначале формируется стебель, которым она укрепляется в грунте, а затем и осевой стержень.

Морские перья составляют сравнительно небольшую группу кишечнополостных. Общее количество их видов не достигает 300. Пеннатулярии распространены повсеместно, но большинство видов обитает в тропическом поясе и в умеренных водах северного полушария. В северных частях Атлантического и Тихого океанов число видов снижается, в Полярном бассейне встречаются только три вида. В умеренных водах южного полушария число видов невелико, в Антарктике обнаружены только три вида умбеллул. На мелководье поселяется 42% общего числа известных видов пеннатулярий. Однако распространение подавляющего большинства мелководных видов ограничено теплыми водами тропической зоны. Некоторые глубоководные морские перья представляют собой характерный элемент абиссальной донной фауны. Завоевать большие глубины позволили им необычайная экологическая пластичность, а также то, что морские перья приспособились к обитанию на мягких илистых грунтах. Несколько видов пеннатулярий способны переносить значительное опреснение воды. Один из них — Virgularia mirabilis, широко распространенный в Северной Атлантике и Средиземном море, смог проникнуть даже в Черное

море. Другой — Renilla patula — отмечен в устье реки Миссисипи.

Характеристика наиболее типичных представителей отряда. Рассмотрим несколько наиболее характерных представителей отряда. В Атлантическом океане, вдоль берегов Европы и Африки от Бискайского залива до Анголы, а также в Средиземном море на глубине 20—40 м часто встречается Veretillum cynomorium (рис. 169). Этот вид принадлежит к наиболее просто организованным морским перьям. Колония имеет цилиндрическую форму. На поверхности полипоидной ее части, составляющей три четверти общей длины колонии, беспорядочно разбросаны десятки крупных (до 7,5 мм) аутозоидов с длинными щупальцами. Сифонозоиды еще более многочисленны, но они расположены в продольных рядах. Осевой скелет и спикулы редуцированы. В состоянии покоя колонии этого морского пера выглядят невзрачно: они имеют вид коротких, до 5 см длиной, желто-коричневых палочек, косо торчащих над грунтом. Однако ночью веретиллум преображается. Колония всасывает воду и превращается в почти прозрачный желто-оранжевый высокий, около 45 см, цилиндр, на стенках которого распускаются прозрачные, совершенно белые полипы. Через некоторое время распустившаяся колония начинает фосфоресцировать. При незначительном раздражении свечение усиливается, и по всей колонии пробегают волны света. К утру свечение прекращается, полипы втягиваются и сама колония сжимается и вновь приобретает вид сморщенной палочки. Наличие общеколониальной нервной системы обеспечивает быструю и согласованную реакцию на механические или электрохимические раздражения. Достаточно 20—30 с после нанесения раздражения, чтобы вся колония веретиллума сократилась.

К числу примитивных морских перьев относятся виды из семейства кофобелемнон (Kophobelemnonidae). Их колониям уже присуща двусторонняя симметрия — признак некоторого усовершенствования. Все представители семейства имеют хорошо развитый осевой скелет, а известковые спикулы многих видов приобретают обычную для остальных пеннатулярий форму длинных палочек с тремя продольными ребрышками. Многие виды рода Kophobelemnon приспособились к обитанию на больших глубинах океанов. Три экземпляра K. biflorum были найдены даже в ультраабиссали, на глубине 6135 м.

Более высокой организации достигли колонии *умбеллул* (Umbellula) — чрезвычайно своеобразных морских перьев. Колония умбеллулы состоит из необычайно длинного и тонкого стебля, на вершине которого помещается чашевидный полипоидный отдел, который несет несколько очень крупных, не втягивающихся аутозоидов с длинными щупальцами (рис. 169). Нижнюю поверхность

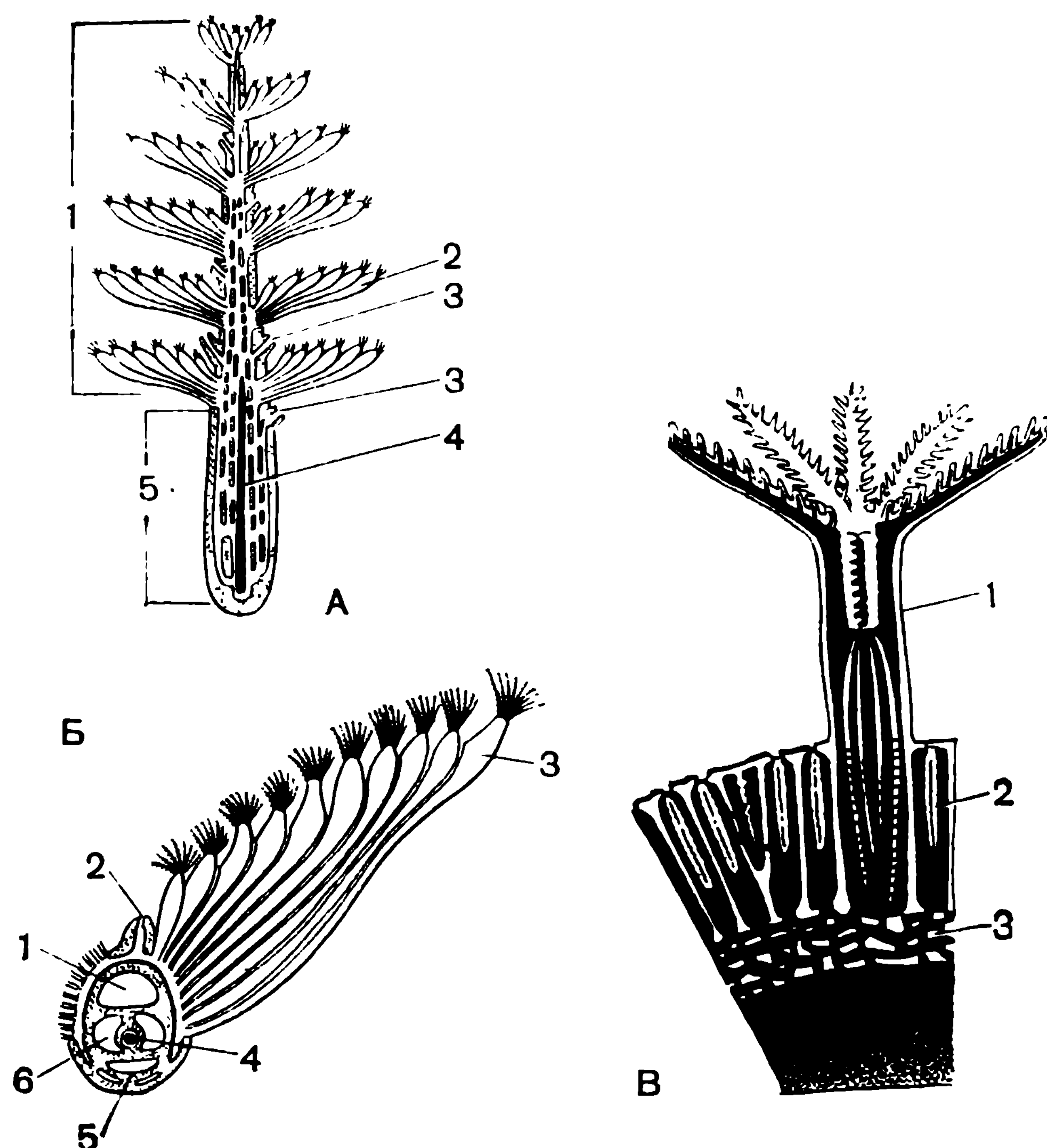


Рис. 170. Схема строения колонии морского пера:

А — строение колонии: *1* — полипоидная часть колонии; *2* — аутозоиды; *3* — сифонозоид; *4* — осевой скелетный стержень; *5* — стебель; *Б* — участок поперечного среза через полипоидную часть колонии: *1*, *5* — основные продольные каналы (карманы гастральной полости первичного полипа); *2* — сифонозоид; *3* — аутозоиды, слившиеся основаниями, образуют «листья»; *4* — осевой скелетный стержень; *6* — основные продольные каналы (вторичные образования); *В* — участок колонии морского пера Veretillum: *1* — аутозоид; *2* — сифонозоиды; *3* — цененхима.

чаши и пространство между аутозоидами почти сплошь покрывают многочисленные сифонозоиды. Любопытно, что они имеются и на стволе колонии и даже на его расширении, при помощи которого колония укрепляется в грунте. Большинство видов умбеллул — обитатели холодноводных районов и больших глубин океана. Только эти морские перья и заселяют антарктические воды южного полушария, они широко распространены и в Северном Ледовитом океане. Рекордная глубина обитания восьмилучевых кораллов (6235 м) тоже принадлежит умбеллуле (U. thomsoni).

Многие виды умбеллул достигают высоты 40—60 см, но есть и более крупные колонии (U. encrinus, U. monocephalus и U. magniflora), длина которых 170—200 см. Самый крупный экземпляр U. encrinus, длиной 260 см, был добыт на станции «Северный полюс». Эта гигантская умбеллула хранится в Зоологическом музее в Ленинграде. Размеры аутозоидов умбеллул обычно не превышают 2—3 мм в длину. По сравнению с ними единственный аутозоид U. monocephalus, достигающий 13—25 см, кажется исполином. Виды кофобелемнон и умбеллул дают самые яркие примеры сокращения числа кормящих полипов и одно-

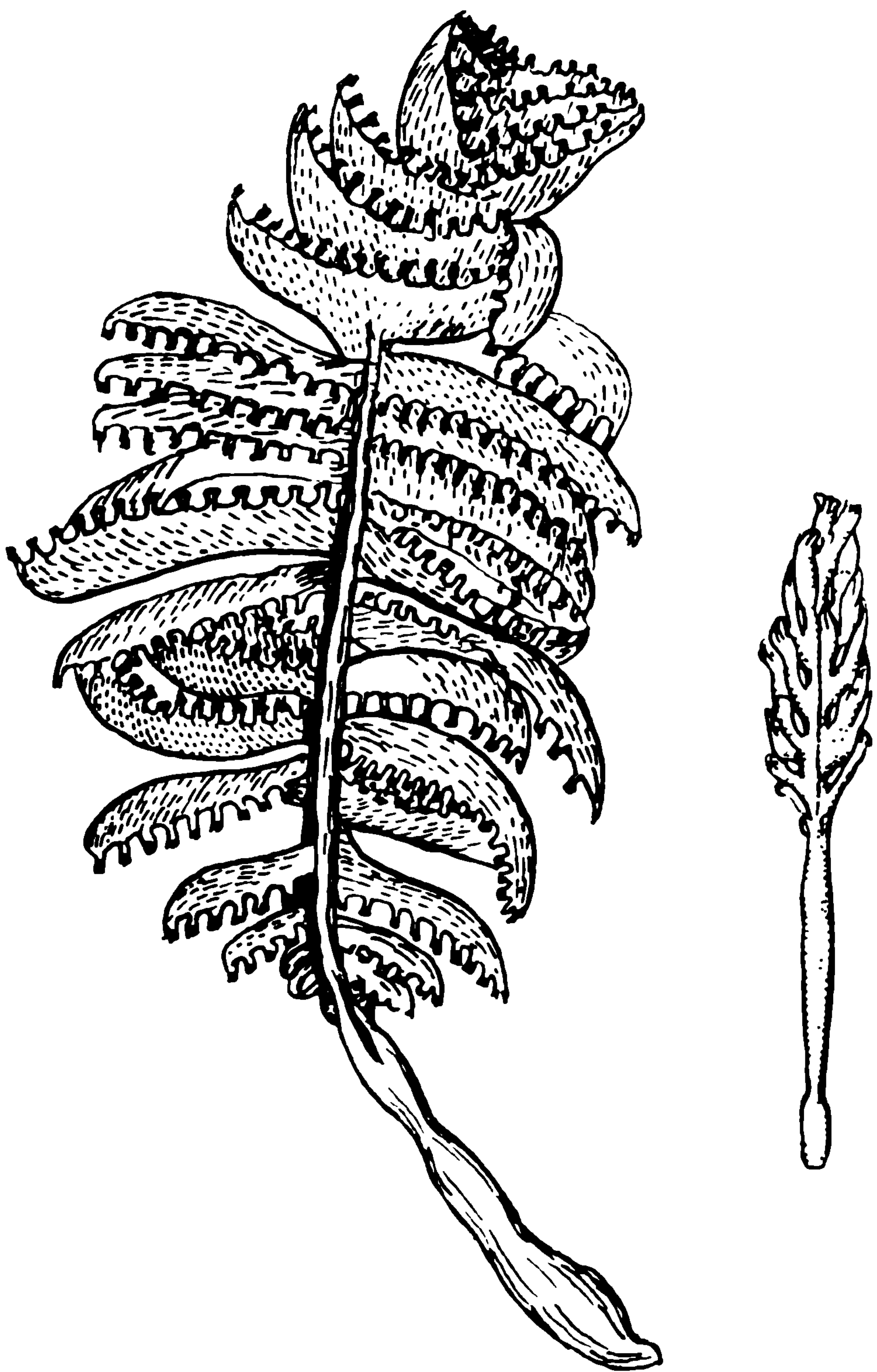


Рис. 171. Морское перо пеннатула (Pennatula phosphorea):
слева — мелководная форма; *справа* — глубоководная форма.

временного увеличения их размеров при переходе к глубоководному образу жизни. Сокращение числа полипов у этих животных можно рассматривать и как пример олигомеризации.

У более сложных колоний пеннатулярий аутозоиды образуют так называемые л и с т ь я. Именно такие колонии по внешнему виду наиболее сравнимы с пером птиц. Отсюда и название всего отряда. К таким морским перьям относится, в частности, очень изящный вид Scitaliopsis djiboutiensis, обитающий в Индийском океане. Именно этот мелководный вид послужил объектом наблюдений над тем, как вытащенное из грунта морское перо вновь укрепляется в нем. Положенная на грунт колония некоторое время остается совершенно неподвижной. Затем нижний конец стебля начинает медленно изгибаться. По нему распространяется волна мышечных сокращений. То он вытягивается и становится очень тонким, то расширяется и сокращается в длину. При этом нижний конец стебля колонии постепенно начинает вклиниваться в грунт. По мере того как стебель проникает в грунт все глубже и глубже, колония все больше и больше приподнимается над ним, пока не примет вертикальное положение.

Красивые колонии образует морское перо Pennatula phosphorea (рис. 171). Этот вид очень распространен. В Атлантическом океане он встречается от Гренландии до субантарктических вод, в Тихом океане — от Берингова моря до берегов Японии. Колонии P. phosphorea найдены и в Индийском океане. Это морское перо обладает широким диапазоном вертикального распределения, обитая и на мелководье, и в абиссальных глубинах океана. Мелководные экземпляры достигают в длину 30 см и состоят из мясистого ствола, от которого отходят на близком расстоянии друг от друга многочисленные узкие треугольные листья с мелкими аутозоидами. На самых длинных листьях насчитывается до 25 полипов. Глубоководные экземпляры не столь красивы, как мелководные. Они гораздо мельче, листья их более редки. На верхнем крае листа, имеющего вид тонкой веточки, видны всего 3—4 аутозоида. Колонии P. phosphorea обычно окрашены в ярко-красный цвет, хотя встречаются экземпляры с более светлой окраской — оранжево-красные, желтые и почти белые. Окрашивают колонию только спикулы. Мягкие же ткани совершенно бесцветны. Белые полипы распустившейся колонии красиво контрастируют с яркой окраской листьев.

В пассивном состоянии пеннатула почти плашмя лежит на грунте, но в активном начинает быстро впитывать воду и принимает вертикальное положение. Поникшие ее листья при этом расправляются. Как и у других морских перьев, активное и пассивное состояния P. phosphorea в течение суток правильно чередуются. По-видимому, этот ритм не зависит от внешних условий и определяется внутренними механизмами.

Колонии пеннатулы, подобно многим другим морским перьям, способны к свечению. У них светятся аутозоиды и сифонозоиды. У других видов может светиться либо вся колония, либо только ее полипоидная часть, либо, как у веретиллум, только поверхность колонии. Свечение пеннатулярий регулируется нервной системой. Некоторые виды излучают свет постоянно, как, видимо, многие глубоководные морские перья; другие светятся только ночью, в условиях полной темноты. В дневное время такие животные начинают светиться в ответ на раздражение — механическое, электрическое или химическое. Слабое раздражение вызывает вспышку света лишь в том месте, к которому был приложен раздражитель. Но если оно достаточно сильно, то по всей колонии начинают пробегать концентрические волны световых потоков. Световая волна может распространяться по колонии со скоростью 5 см/с. Отсеченные от колонии части также начинают светиться в ответ на раздражение. У большинства пеннатулярий излучается синий или фиолетовый поток света, но у некоторых видов он может быть желтоватым и даже зеленым.

ПОДКЛАСС ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (HEXACORALLIA)

ОТРЯД АКТИНИИ, ИЛИ МОРСКИЕ АНЕМОНЫ (ACTINIARIA)

Крупные коралловые полипы — *актинии* напоминают фантастические цветы. На многих языках они и называются *морскими анемонами* (цв. табл. 28, 29, 30).

Строение актиний. К отряду актиний относятся одиночные, очень редко колониальные, животные, ведущие в основном сидячий образ жизни. Они имеют цилиндрическую форму тела с уплощенным верхним концом (ротовой диск) и расширенным основанием (подошва). Эктодерма подошвы может выделять затвердевающую в воде слизь, которой актинии временно прикрепляются к твердому субстрату. Ротовой диск окружен щупальцами, в зависимости от их числа располагающимися в один, два или более концентрических кругов. В пределах одного круга они одинаковы, лежащие в разных кругах часто сильно отличаются друг от друга. У некоторых видов на концах щупалец образуются вздутия, возникшие вследствие развития многочисленных батарей стрекательных капсул. Ротовое отверстие высших актиний имеет овальную или щелевидную форму. Глотка сильно сжата с боков и обычно несет два сифоноглифа; биением их ресничек создаются два тока воды. Один из них направлен внутрь гастральной полости, другой — из гастральной полости наружу.

Число гастральных перегородок (септ) у большинства актиний равно по меньшей мере шести парам или кратно шести. Новые пары перегородок образуются почти всегда в промежуточных гастральных камерах. Однако от такого расположения септ отмечаются отклонения, вследствие чего число их становится кратным восьми или десяти. Так, у роющих актиний из рода Edwardsia, обитающих в илистых и илисто-песчаных грунтах прибрежного мелководья, на поверхности тела различаются восемь продольных валиков, углубления между которыми соответствуют восьми септам. У старых экземпляров в верхней части тела образуются еще четыре неполные септы. Восемь полных и столько же неполных септ характерны для примитивной актинии Gonactinia prolifera, которая имеет вид маленького прозрачного столбика 2—3 мм в длину и 1—2 мм в ширину, окрашенного в нежно-розовый или красный цвет. Ротовой диск *гонактинии* окружен 16 нежными щупальцами, расположенными в два круга. Глотка ее столь коротка, что при открытом рте в ее гастральной полости легко различимы края радиальных перегородок. Число септ, кратное десяти, наблюдается у представителей семейства пелагических актиний Myniadidae.

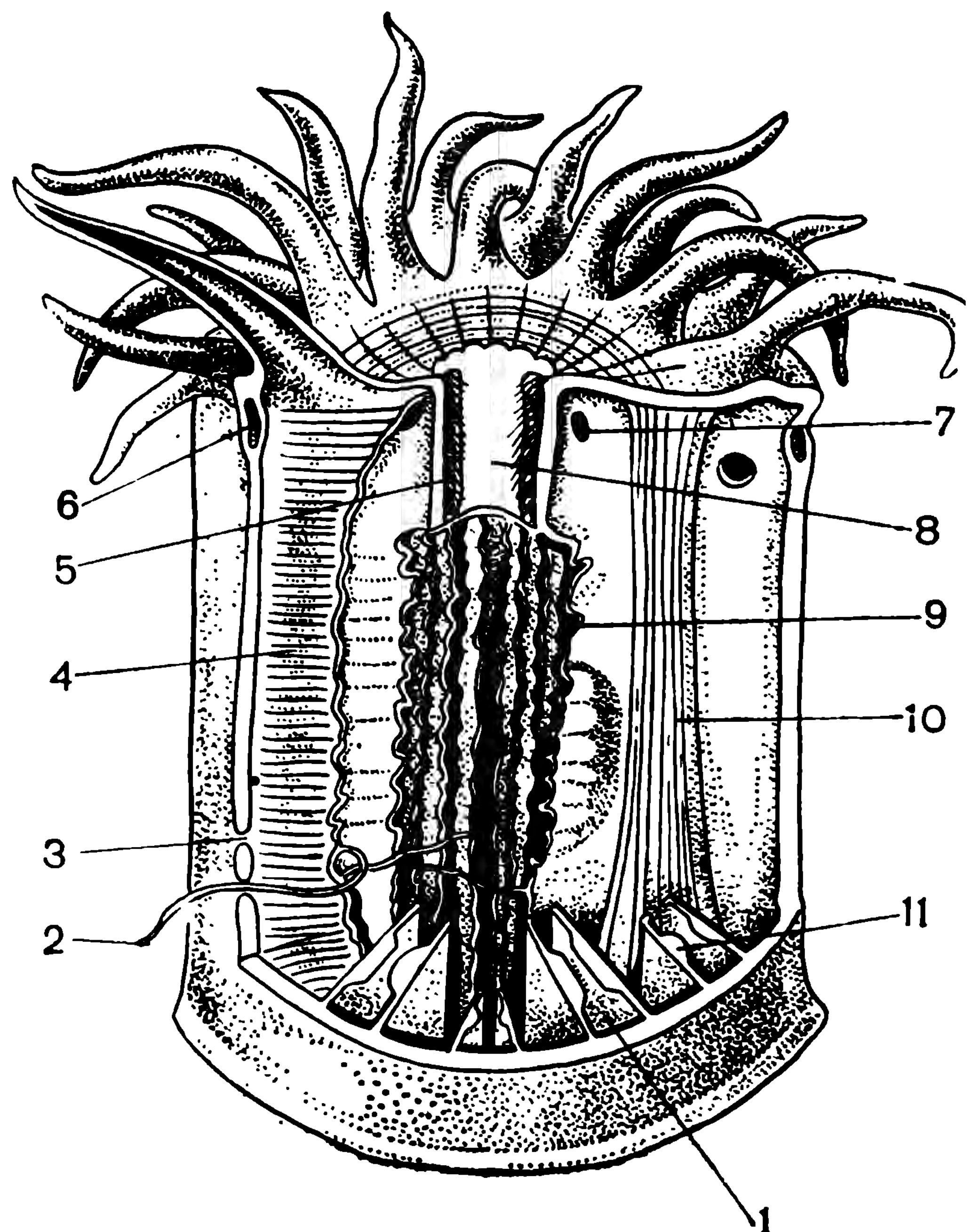
Мезентериальные нити актиний богаты железистыми и стрекательными клетками. Иногда у основания мезентериальных нитей образуются тонкие длинные выросты — аконции (рис. 172), на которых стрекательные клетки особенно многочисленны.

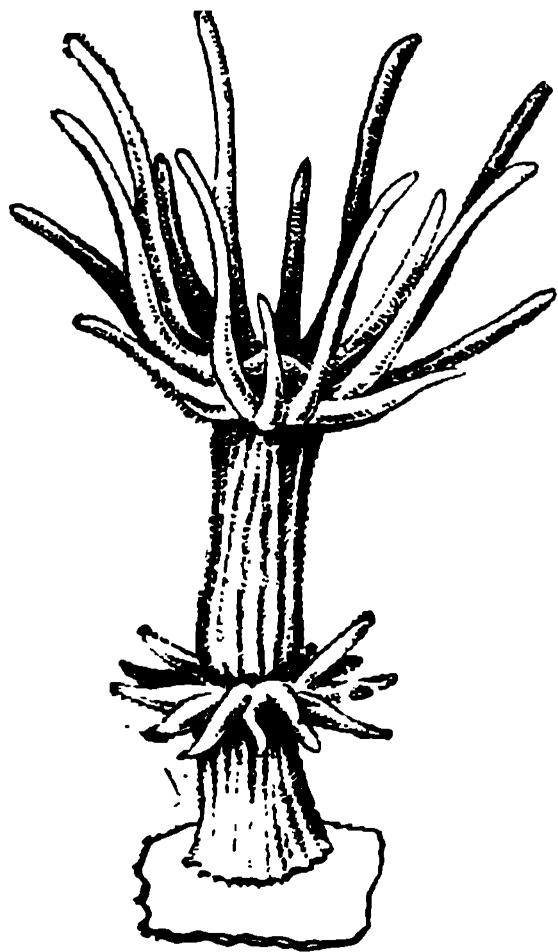
Эктодерма некоторых актиний выделяет хитиновую кутикулу. Однако только у глубоководных актиний семейства галатеантемид (Galatheanthemidae) крепкий кутикулярный чехол, в который заключено длинное червеобразное тело актинии, представляет собой защитный скелет, аналогичный хитиновому скелету гидроидных полипов. Темно-коричневые защитные чехлики галатеантемид поднимаются на высоту от 2 до 15 см. Над их устьем диаметром около 1 см выступает верхняя часть тела актинии с венчиком из многочисленных коротких и тонких щупалец.

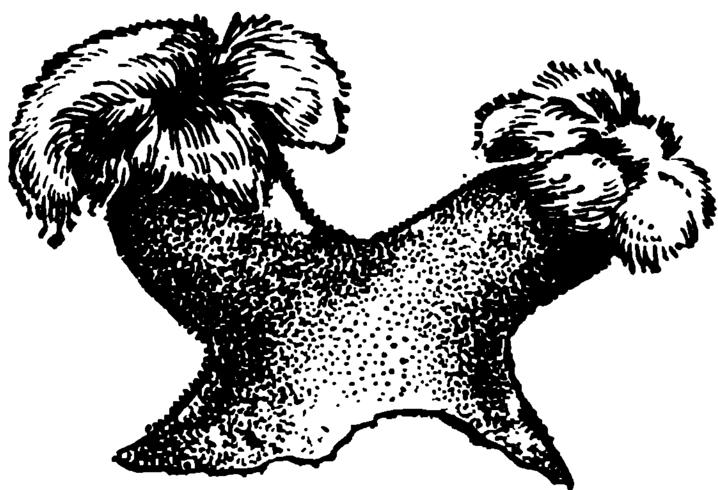
Мезоглея актиний утолщена и иногда приобретает плотность хряща благодаря наличию в ней волокнистого соединительного вещества. В связи с этим мезоглея наряду с другими функциями выполняет роль опоры. Стенка тела у многих видов актиний имеет небольшие поры, которые служат либо для выбрасывания наружу аконций,

Рис. 172. Схема строения актинии:

1 — камеры гастральной полости; *2* — аконции; *3* — циклиды (отверстия для выхода аконций); *4* — радиальные мышцы; *5* — сифоноглиф; *6* — кольцевой мускул; *7* — отверстия в стенках септ; *8* — глотка; *9* — мезентериальные нити; *10* — продольный мускул; *11* — септы с мускульными валиками.







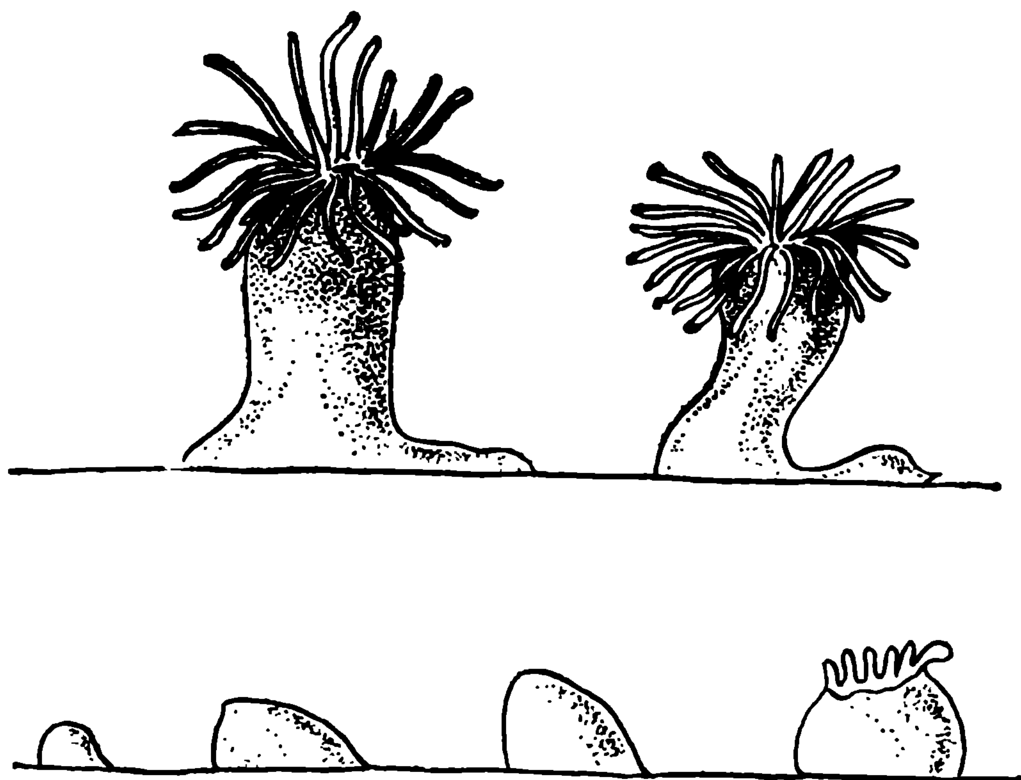


Рис. 173. Бесполое размножение актиний:

А — поперечное деление гонактинии; *Б* — продольное деление; *В* — лацерация: *вверху* — постепенное отшнуровывание части подошвы актинии, *внизу* — превращение отшнуровавшихся частей в молодую актинию.

грозного оружия защиты, либо, при резком сокращении тела, для быстрого удаления воды из гастральной полости.

Мышечная система актиний достигает высокого для кишечнополостных уровня развития. Особенно хорошо развиты расположенные на септах энтодермальные мускульные валики и кольцевой мускул, располагающийся по верхнему краю тела. Однако продольные и кольцевые мышцы стенки тела выражены слабее.

Нервная система складывается из слаборазвитой эктодермальной сети нервных клеток. Последние в большом количестве сконцентрированы у основания щупалец, на ротовом диске и в области глотки. Энтодермальная нервная система, иннервирующая мускульные валики, хорошо развита. Разные отделы тела актиний по-разному реагируют на раздражители. Подошва чувствительна к механическим раздражениям и не воспринимает химических. Ротовой диск, наоборот, весьма чувствителен к химическим раздражениям и почти не реагирует на механические. Пожалуй, лишь щупальца и стенки тела реагируют на механические, химические и электрические раздражители. Обычная реакция актиний на раздражение заключается в сокращении тела. Ротовой диск и щупальца при этом втягиваются и над ними смыкаются стенки тела. Роющие актинии быстро втягивают ротовой диск, который в спокойном состоянии выдается над поверхностью грунта.

Морские анемоны размножаются бесполым и половым путем. Случаи почкования у Actiniaria очень редки. Чаще наблюдается деление одной особи на две и даже на 3—6 неравноценных частей. Поперечное деление отмечено только у примитивной *гонактинии* (Gonactinia prolifera). Оно протекает следующим образом: в средней части тела актинии сначала вырастает венчик щупалец, затем верхняя часть отшнуровывается и отделяется от нижней. У верхней части восстанавливается подошва, а у нижней образуются ротовой диск со щупальцами и глотка. Второе деление гонактиний иногда начинается до того, как закончилось первое. Чаще у актиний встречается продольное деление. При этом сначала разделяется рот, затем весь ротовой диск, а потом уже и тело актинии (рис. 173). Изредка отмечается продольное деление, протекающее в обратном направлении — от подошвы к ротовому диску. Кроме описанных способов бесполого размножения, у актиний выработался еще один весьма своеобразный способ — так называемая лацерация, при которой сразу образуется несколько маленьких особей. При лацерации от подошвы взрослой актинии отделяется небольшой ее участок, содержащий остатки септ. Этот участок затем дает начало новым актиниям (рис. 173). Несмотря на то, что этот сложный процесс известен давно, он до сих пор окончательно еще не изучен. Способность актиний к регенерации очень велика, хотя и не может сравниться с таковой у пресноводных гидр.

Половой процесс — основной способ размножения актиний. Их половые клетки, имеющие, как

и у всех кораллов, энтодермальное происхождение, вызревают в мезоглее септ. Актинии, как правило, раздельнополы, хотя встречаются и гермафродитные виды. У последних мужские клетки обычно образуются прежде женских (протерандрический гермафродитизм). Оплодотворение может происходить во внешней среде или в гастральной полости материнского организма. В последнем случае в воду выходят уже личинки на стадии планулы, а иногда и почти сформированные молодые полипы. Тот или иной характер развития иногда зависит от климатических условий. Так, актиния Tealia felina crassicornis, отличающаяся очень широким ареалом, в теплых водах выметывает яйца, а в холодных становится «живородящей». Многим актиниям свойственна забота о потомстве. У арктических и антарктических видов, например, молодые актинии заканчивают свое развитие или в специальных ячейках на внешней поверхности тела материнского организма (Epiactis arctica), или прикрепившись к нижней части тела (Epiactis prolifera). Плавающие личинки — планулы держатся в планктоне 7—8 дней и за это время разносятся течениями на значительные расстояния.

Способ питания. Одни актинии захватывают пищу щупальцами, другие — вследствие биения ресничек клеток эктодермы. Первые — хищники, вторые питаются органическими частицами, взвешенными в морской воде. Актинии способны, кроме того, усваивать растворенные в морской воде органические вещества. У примитивных актиний, например у Gonactinia, ресничные клетки которых равномерно покрывают все тело, попадающие на тело органические частицы обволакиваются слизью и перегоняются биением ресничек снизу вверх, в сторону ротового диска, а затем и в рот. В том же направлении идет биение ресничек и на щупальцах. Если пищевой комок попадает на щупальце, то и здесь он перегоняется к его верхнему концу. Щупальце наклоняется в сторону рта, а пища подхватывается потоком воды, направленным к глотке. Несъедобные частицы тоже захватываются потоком, создаваемым ресничками щупалец, и, так же как частицы пищи, передвигаются к верхнему концу щупальца, которое, однако, наклоняется уже не ко рту, а в обратную сторону. С конца щупальца эти частицы смываются водой.

У более высокоразвитых актиний реснички образуются только на ротовом диске и щупальцах. В частности, такой ресничный аппарат у Metridium senile — одной из самых красивых актиний, встречающихся в наших водах (цв. табл. 28). На верхнем конце ее длинного столбчатого тела располагаются многочисленные (свыше 1000) нитевидные щупальца. Окраска M. senile чрезвычайно разнообразна — от белой до ярко-красно-оранжевой. Способ питания этих крупных актиний, несмотря на разницу в локализации ресничек, почти не отличается от того, что был описан выше для гонактиний.

Хищные актинии, например Tealia, Anemonia, Actinia, гигантская актиния Stoichactis и др., захватывают щупальцами крупную добычу — рыб, моллюсков, крабов и т. д. Наблюдения и опыты дают представление о механизме схватывания жертвы и транспортировке ее в гастральную полость. Обычно голодные актинии сидят совершенно спокойно, с широко расставленными щупальцами. Но достаточно самых слабых изменений, происходящих в воде, чтобы щупальца стали производить колебательные «ищущие» движения. К добыче вытягиваются не только щупальца, но часто наклоняется и все тело актинии. Схватив жертву, щупальца сокращаются и изгибаются в сторону рта. Любопытно отметить, что подтягивание щупалец ко рту протекает рефлекторно, даже независимо от того, схвачена жертва или нет. Если захватывается крупная добыча, то к ней направляются все щупальца хищника и все они принимают участие в транспортировке жертвы к ротовому отверстию. Мелкая добыча вводится в глотку током воды, вызванным биением ресничных клеток эктодермы глотки, более крупная — перистальтическими сокращениями глоточной трубки. У актиний, обладающих короткими щупальцами, глотка слегка выворачивается наружу и подтягивается к пище, которую удерживают над ротовым диском не способные пригнуться к ротовому отверстию щупальца. Так питается, в частности, *толсторогая актиния* (Tealia felina crassicornis). Добыча заглатывается целиком, после чего ротовое отверстие замыкается, а все тело актинии сокращается. Сытые актинии могут длительное время оставаться в сокращенном состоянии. Одни актинии сразу чувствуют различия между пищей и непригодными для питания частицами и никогда не схватывают их, другие, особенно в состоянии голода, схватывают любые предметы: камни, пустые раковины, фильтровальную бумагу и др.

Актинии хорошо вооружены. Особенно многочисленны стрекательные клетки у хищных видов. Залп выстреливших стрекательных клеток убивает мелкие организмы, часто вызывает сильные ожоги и у более крупных животных, даже у человека. Виды актиний, питающихся органическими частицами, взвешенными в морской воде, обладают слаборазвитым стрекательным аппаратом щупалец. У этих актиний обычно образуются аконции, отлично защищающие их от нападения. Аконции обильно снабжены стрекательными клетками. Это тонкие и очень длинные выросты, отходящие от основания мезентериальных нитей. В покое они скручены в тугую спираль и заключены в гастральной полости. При раздражении аконции распрямляются и с токами воды выбрасываются на-

ружу через рот или особые поры (ц и к л и д ы) в стенке тела. У нескольких видов актиний такие поры есть и в щупальцах.

Образ жизни и экология актиний. Морские анемоны населяют почти все моря земного шара, но, как и остальные коралловые полипы, они особенно многочисленны и разнообразны в теплых водах. По направлению к холодным приполярным районам число видов актиний сокращается. Почти все актинии ведут донный образ жизни, и только одно семейство Myniadidae представлено пелагическими формами. Донные актинии обладают широким диапазоном вертикального распределения, встречаясь от прибойной полосы до максимальных глубин океана.

Распространение мелководных актиний в значительной степени зависит от температуры морской воды и ее солености. В холодных приполярных областях распространение актиний более или менее циркумполярно. В тропической зоне имеются ц и р к у м т р о п и ч е с к и е виды, но они встречаются много реже, чем ц и р к у м п о л я р н ы е. Объясняется это тем, что тропические мелководные участки обычно отделены друг от друга обширными пространствами океана с его большими глубинами. Циркумтропическое распространение характерно для крупных актиний рода Stoichactis, которые представлены в Индийском и Тихом океанах восемью, а в Атлантическом океане только одним видом (цв. табл. 30). Некоторые виды актиний выносят значительные сезонные изменения температуры. Широкие ареалы свойственны, как правило, абиссальным видам. Однако для ультраабиссальных актиний, обитающих на глубине свыше 6000 м, более характерны узкие ареалы, ограниченные каким-нибудь одним или двумя смежными глубоководными желобами. Вместе с тем один из видов Galatheanthemum распространен во многих желобах Тихого океана.

Большинство видов актиний обитает на прибрежном мелководье. Однако многие актинии, как уже отмечалось, перешли к глубоководному образу жизни. Их часто находят на максимальных глубинах Мирового океана. Интересно отметить, что Galatheanthemidae представляют собой единственное среди всех коралловых полипов семейство, эндемичное для ультраабиссальной зоны (6000 — 100 000 м). Образ жизни их еще совершенно не изучен.

Хотя актинии — типичные морские животные, многие из них переносят значительное опреснение воды. Несколько видов актиний встречается в западной части Балтийского моря. Четыре вида проникли в Черное море и один — в Азовское море.

Роющие актинии (Edwardsia, Peachia, Haloclava и др.) вертикально закапываются в ил или заиленный песок. В активном состоянии они высовывают наружу лишь верхний конец тела с венчиком немногочисленных щупалец. Они предпочитают сидеть на одном месте, но могут и передвигаться при помощи волнообразных сокращений своего червеобразного тела. Найдя подходящий грунт, актиния прекращает движение и быстро наполняет гастральную полость водой. Часть воды она затем выпускает и плотно закрывает рот, сохраняя таким способом оставшуюся в гастральной полости жидкость. При закапывании задний конец тела направляется вниз, в сторону грунта, а по телу начинают пробегать ритмичные волны сокращений кольцевых мышц. При этом оставшаяся в полости вода все время перекачивается из переднего отдела в задний и обратно. Перистальтическими сокращениями тела актиния проталкивается в грунт и примерно после часа напряженной работы полностью исчезает в новой норке.

Актинии обычно передвигаются поступательными движениями, которые осуществляются при помощи подошвы. В этом случае часть ее отделяется от субстрата, выдвигается вперед в направлении движения и там вновь закрепляется. Затем отделяется и подтягивается другая часть подошвы. Наблюдая в аквариуме за актиниями Tealia и Bunodactis наших северных морей, можно видеть, как они перемещаются со стеклянной стенки на лежащий рядом камень. Сначала отделившийся край подошвы сильно вытягивается и наклоняется в сторону камня (цв. табл. 28, 29). Затем актиния повисает щупальцами вниз между стенкой аквариума и камнем, к которому уже прикрепился край подошвы. Через некоторое время отделяется и подтягивается к камню и другой ее край. Актинии могут передвигаться и иначе. Некоторые из них перемещаются подобно пресноводной гидре: оторвавшись от субстрата, они понемногу попеременно прикрепляются к нему то ротовым диском со щупальцами, то подошвой. Актиния Aiptasia carnea полностью отделяет от субстрата подошву и падает на бок. В таком лежачем положении она начинает двигаться задним концом вперед ритмичными перистальтическими сокращениями тела, совершенно так же, как передвигаются роющие актинии. Для путешествий A. carnea всегда выбирает ночное время. Скорость движения актиний незначительна. Так, Actinia equina преодолевает за час всего 8,3 см.

Мелкие актинии, такие, как Gonactinia prolifera, могут даже плавать, ритмично закидывая назад щупальца. Актинии семейства Myniadidae, как уже говорилось, стали пелагическими. Их поддерживает на поверхности моря особая воздушная камера, аналогичная пневматофору сифонофор, называемая п н е в м о ц и с т о й. Края подошвы при этом сближаются и смыкаются над центром углубления диска. Актиния поэтому пла-

вает ртом вниз. Как многие другие плавающие кишечнополостные, Myniadidae окрашены в голубой цвет.

Большинство мелководных актиний избегают дневного света и переползают с освещенных солнечными лучами мест в затененные расщелины скал. Если помещенную в аквариум актинию внезапно осветить ярким светом, она быстро сокращается. Днем эти животные находятся в пассивном состоянии. Они расправляют щупальца ночью или в сумерки. Однако литоральные виды относятся к свету либо безразлично, либо стремятся к нему, переползая на освещенные места или поворачивая к свету ротовой диск. Так ведет себя и крупная сублиторальная северная актиния Metridium senile, или метридиум, — *морская гвоздика*. Оказавшись на свету, она, подобно подсолнечнику, поворачивает свой ротовой диск, следуя за солнцем. Те актинии, в тканях которых поселяются симбиотические водоросли (например, Anemonia sulcata, цв. табл. 22, 28), обнаруживают четко выраженный суточный ритм, регулируемый освещенностью. Днем эти актинии находятся в активном, ночью — в пассивном состоянии. Литоральные виды, которые относятся к свету безразлично, вырабатывают иной суточный ритм, связанный с приливо-отливными изменениями уровня воды. Actinia equina, например, распускает щупальца в прилив и сокращается в отлив. Суточный ритм этой актинии оказывается настолько стойким, что сохраняется еще в течение нескольких дней после помещения ее в аквариум.

У некоторых видов актиний имеются специальные приспособления для охраны своего «охотничьего участка» от посягательств со стороны других актиний. Это маленькие, в покое плохо заметные мешочки, поверхность которых густо усажена стрекательными клетками. Располагаются они в верхней части тела животного, непосредственно под щупальцами. Если какая-нибудь актиния приближается слишком близко к «хозяйке» участка, то последняя выпячивает мешочки (это происходит в результате наполнения их изнутри жидкостью, содержащейся в гастральной полости) и, резко изгибаясь, прижимает их к телу непрошеной гостьи. Яд стрекательных клеток вызывает некроз тканей, и если подвергшаяся нападению актиния не успеет быстро уползти или хотя бы отодвинуться, она обречена на гибель.

Многие виды актиний вступают в симбиотические отношения с разными морскими животными.

ОТРЯД ЦЕРИАНТАРИИ (CERIANTHARIA)

Цериантарии — малочисленная группа шестилучевых кораллов, к которой относятся исключительно одиночные кишечнополостные, закапывающиеся в грунт.

Цериантарии обладают длинным и совершенно гладким мускулистым телом, на переднем конце которого имеется расширенный ротовой диск. Задний конец лишен подошвы и заострен. Однако под давлением жидкости в гастральной полости он может сильно вздуваться. Это дает животному возможность зарываться в грунт или заякориваться в нем. Ротовой диск окружен множеством щупалец, расположенных двумя венчиками. Щупальца наружного венчика часто более длинные. В целом внешний вид цериантарий (рис. 174) мало отличается от внешнего вида многих роющих актиний. Внутреннее же строение весьма своеобразно.

На поперечном срезе животного на уровне глотки отчетливо видны многочисленные и всегда полные гастральные перегородки, расположенные на равном расстоянии друг от друга. Однако радиальная симметрия нарушается сдавленной с боков глоткой с одним сифоноглифом, лежащим не на брюшной стороне, как у остальных коралловых полипов, а на спинной. Свободные края септ, кроме направляющих, заканчиваются мезентериальными нитями, устроенными довольно сложно. От их основания отходят тонкие выросты, напоминающие аконции актиний, но лишенные стрекательных клеток. Мышечные валики септ едва заметны и лежат на их вентральной стороне. Очень сильно развит продольный мышечный слой, лежащий непосредственно под эктодермой, энтодермальные же мышцы выражены слабо. Нервная система в виде плексуса. Мезоглея представлена тонкой гомогенной пластинкой.

Цериантарии не имеют скелета. Обыкновенно они сидят более или менее вертикально в грунте, в трубках, которые построены из слизи и частиц ила. Стенки трубки укреплены нитями выстреливших стрекательных клеток особого типа, свойственного только цериантариям. Внутренняя поверхность трубки совершенно гладкая, наружная же становится грубой и шероховатой на ощупь из-за обилия различных посторонних включений: песчинок, обломков раковин моллюсков, игл губок и раковинок фораминифер. Трубки цериантарий несколько возвышаются над грунтом. В активном состоянии животное высовывает из трубки свой верхний конец. Наружные щупальца при этом расправляются и прилегают к грунту, тогда как более короткие щупальца внутреннего венчика подняты вверх (цв. табл. 22). При малейшем раздражении животное быстро втягивается в свой домик, складывая щупальца над ротовым диском. Длина трубок у разных видов изменчива — от нескольких до 30—40 см. Но известны трубки, достигавшие 1 м в длину.

Все цериантарии — гермафродиты, однако мужские и женские половые клетки образуются у них в разное время. Как правило, этим жи-

вотным свойствен протерандрический гермафродитизм. Размножение цериантарий изучено далеко недостаточно. Стадия планулы, по-видимому, длится у них очень недолго и быстро сменяется пелагической личинкой ц е р и н у л о й, которая уже имеет развитую гастральную полость с шестью септами и способна питаться. Церинулы имеют вытянутое тело и плавают ртом вверх, расправив щупальца. Эти плавающие личинки проводят в планктоне длительный период жизни. Например, церинулы вида Arachnactis albida весной в большом количестве появляются в поверхностном планктоне Северного моря. В начале лета у них уже имеются четыре больших и два маленьких щупальца, а к осени число щупальцев достигает 30. По сути дела, это уже не церинулы, а молодые особи, тело которых достигает 15 см длины. С борта корабля они выглядят как маленькие белые звездочки, которые по толщине тела и значительному развитию наружного мускульного слоя почти не отличаются от взрослых животных. В начале зимы они мигрируют на глубину 800—1000 м, где и завершают свое развитие. В это время у них уже начинают созревать половые продукты. К концу зимы животные опускаются на дно, причем длинные щупальца, служившие им плавательным аппаратом, отбрасываются. Бесполое размножение у цериантарий наблюдается очень редко. Они обладают исключительной способностью к регенерации.

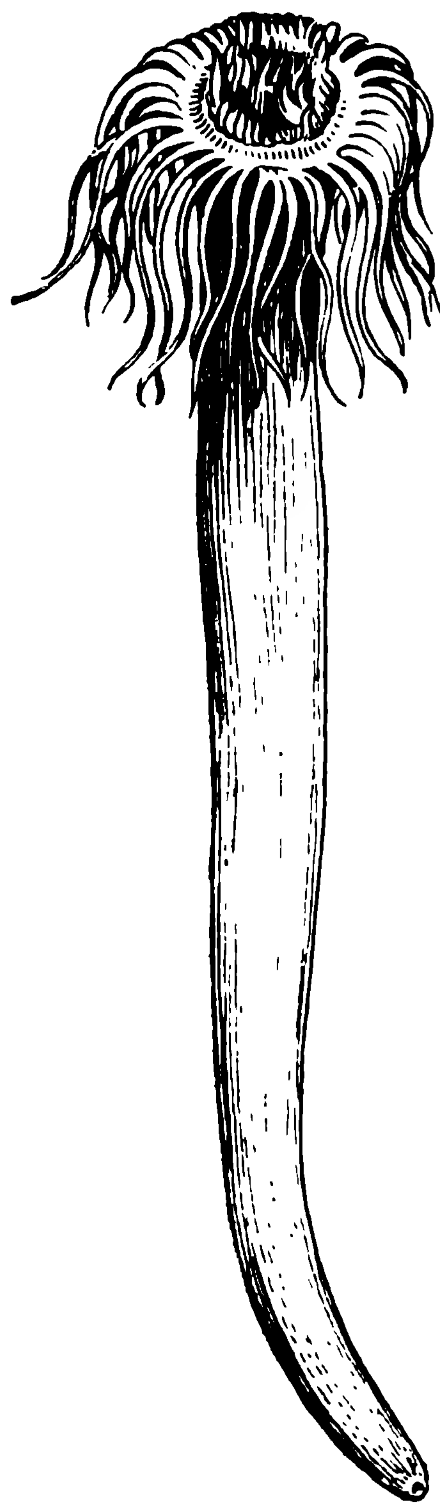


Рис. 174. Внешний вид цериантарии (Cerianthus sp.).

Цериантарии обитают во всех морях с нормальной соленостью. В водоемах с пониженной соленостью, например в Белом и Черном морях, обитает по одному виду. В Балтийском море они не обнаружены. Большая часть из 50 известных видов цериантарий живет в теплых водах тропического и умеренного поясов. Лишь немногие виды проникли в холодные воды приполярных районов. Диапазон вертикального распределения цериантарий довольно широк.

Образ жизни цериантарий изучен мало. Известно, что они могут медленно передвигаться по грунту и закапываться в него. Взрослые животные хватают добычу подвижными щупальцами наружного венчика. Длина этих ловчих щупалец может достигать 30 см, благодаря чему животное облавливает довольно обширное пространство. Многие планктонные личинки цериантарий питаются мелкими рачками — копеподами.

Для нормальной жизнедеятельности цериантариям необходимо принять более или менее вертикальное положение, при котором ротовой конец должен быть наверху. Если поместить животное в узкую стеклянную пробирку ротовым концом вниз, то уже через несколько минут оно начинает изгибаться, поднимая вверх ротовой конец, и примерно через час принимает нормальное положение. В аквариумных условиях при хорошем уходе цериантарии могут жить годами. Известны случаи, когда отдельные животные жили в аквариуме до 40 лет.

Живые, только что пойманные цериантарии выглядят очень эффектно. Они ярко окрашены в фиолетовый цвет с оттенками от розоватого до почти черного, в красивый изумрудно-зеленый с металлическим отливом, в красный и коричневый цвета. Щупальца их окрашены в тот же цвет, что и тело, но на них еще бывают чередующиеся более светлые и более темные кольца, что особенно отчетливо заметно на щупальцах внешнего венчика.

ОТРЯД ЗОАНТАРИИ (ZOANTHARIA)

Зоантарии представляют собой очень небольшую группу кишечнополостных, чаще — колониальных, реже — одиночных, лишенных скелета и напоминающих внешним видом мелких актиний (рис. 175). У колониальных зоантарий отдельные полипы объединены и прикрепляются к субстрату стелющейся мембрановидной пластинкой или сетью коротких отростков. Расположение септ в гастральной полости зоантарий заметно отличается от такового у всех современных коралловых полипов. Все полные перегородки расположены парами. Между полными перегородками образуются короткие неполные. Имеются две пары направляющих перегородок, из которых дорзальные состоят из неполных септ. Мышечные валики всех перегородок (кроме направляющих) обращены друг к другу.

Зоантарии не имеют скелета. Эктодерма выделяет лишь довольно толстую кутикулу. Последняя укрепляется различными посторонними частицами: песчинками, иглами губок, раковинами фораминифер и т. д. У некоторых видов эти частицы попадают в толщу мезоглеи, где отлагаются иногда в столь большом количестве, что образуют своеобразный чужеродный скелет, играющий, однако, скорее защитную, чем опорную роль. Обычно зоантарии разных видов прикрепляют к наружной стороне тела определенные частицы. Epizoanthus macintoschi, например, предпочитает раковины фораминифер, а Parazoanthus anquicomus — только мелкие песчинки. Мягкие ткани зоантарии почти бесцветны, и окраску ко-

лониям в основном придают многочисленные чужеродные включения. Не удивительно поэтому, что в окраске зоантарий преобладают золотистые, желтые, коричневые и серые цвета.

Мышечная система зоантарий развита слабо. О нервной системе до сих пор почти ничего не известно. Эти животные чаще раздельнополы. В таких случаях и колонии слагаются либо только из мужских, либо только из женских особей. Но имеются и гермафродитные зоантарии. Развитие зоантарий полностью не прослежено, известны лишь их своеобразные плавающие личинки.

Зоантарии ведут исключительно донный образ жизни. Одиночные формы живут на песчаном или заиленном грунте, погружая в него задний конец тела. Примером такой зоантарии может быть Isozoanthus giganteus — наиболее крупный вид, достигающий длины 20 см. Колониальные зоантарии селятся на твердом субстрате, причем большинство их предпочитают обрастать постройки других беспозвоночных. Колонии Epizoanthus, Parazoanthus, Zoanthus и Isozoanthus обычно можно встретить на губках, гидроидных полипах, мшанках, горгонариях, рифообразующих кораллах, трубках червей.

О питании зоантарий известно немного. По-видимому, они питаются мельчайшими планктонными организмами, бактериями и частицами детрита. В захватывании пищи важную роль играет выделяемая полипами слизь, склеивающая пищевые частицы в комочки. Биением ресничек эктодермы они подгоняются затем к ротовому отверстию. Многие зоантарии — комменсалы разных животных, нередок и симбиоз с раками-отшельниками. В тканях многих мелководных зоантарий поселяются симбиотические водоросли, которые локализуются не только в клетках энтодермы, как у других кишечнополостных, но и в эктодерме и даже в мезоглее. Некоторые зоантарии (например, Zoanthus sociatus), видимо, за счет этих симбионтов удовлетворяют большую часть своих энергетических потребностей.

Из 300 известных в настоящее время видов зоантарий большинство обитают в тропической зоне. Только отдельные их представители проникли далеко на север и на юг, встречаясь в холодных водах Арктики и Антарктики. Среди зоантарий отмечаются обитатели прибрежного мелководья и больших глубин океана. Однако в абиссали, на глубине более 3000 м, они не найдены.

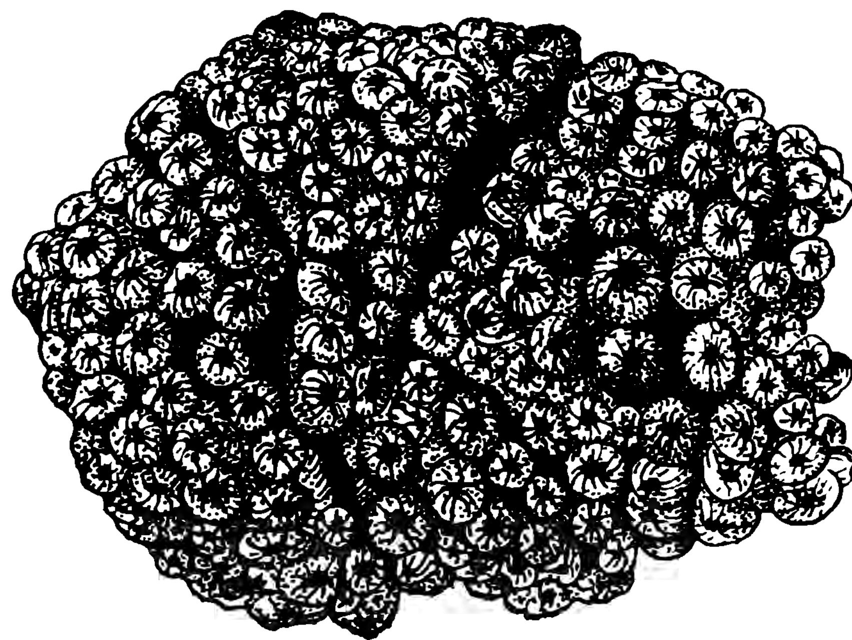
ОТРЯД АНТИПАТАРИИ, ИЛИ ШИПАСТЫЕ КОРАЛЛЫ (ANTIPATHARIA)

Антипатарии — прикрепленные к субстрату кораллы, образующие изящные перистые, вееровидные, древовидные, а иногда и бичевидные колонии (цв. табл. 30). Высота большинства колоний —20—40 см, но среди антипатарий встречаются виды, достигающие 2—3 м и даже 6 м. Они имеют осевой скелет, но, в отличие от горгонарий, полностью лишенный извести. Его поверхность покрыта многочисленными шипиками, иногда достигающими значительной высоты. У представителей некоторых родов шипики настолько длинны, что насквозь пронизывают ценосарк, а иногда и тело полипов. На ветвях колоний сидят мелкие, невзрачные и почти всегда бесцветные полипы. Лишь у нескольких видов ценосарк и полипы окрашены в розовый или морковно-оранжевый цвета. Ротовое отверстие полипов обычно окружено шестью короткими толстыми щупальцами (рис. 176). Только для представителей рода Dendrobrachia характерно наличие восьми перистых щупалец. У видов родов Parantipathes и Bathypathes полипы сильно вытянуты в длину и кажутся как бы расчлененными на три отдела, каждому из которых соответствует пара противолежащих щупалец. В среднем отделе находится рот, в переднем и заднем развиваются гонады. При беглом взгляде создается впечатление, что это не один, а три тесно сближенных полипа.

В гастральной полости имеется шесть первичных и 4—6 вторичных перегородок. Чаще всего общее число септ равно десяти. Все перегородки полные и несут маленькие мускульные валики. Имеется два сифоноглифа. Мускулатура у антипатарий развита очень слабо, и поэтому способность полипов к сокращению ограниченна. Слабо развита и нервная система, представленная примитивным плексусом.

Рост колоний шипастых кораллов осуществляется почкованием. Полипы антипатарий всегда раздельнополы, но на одной и той же колонии могут развиваться и женские, и мужские особи. По некоторым наблюдениям, у вида Bathypathes patula ко времени созревания гонад тело полипа превращается в мешок, наполненный половыми продуктами, которые выбрасываются в воду через разрывы его стенок.

Рис. 175. Зоантария политоа (Polythoa).



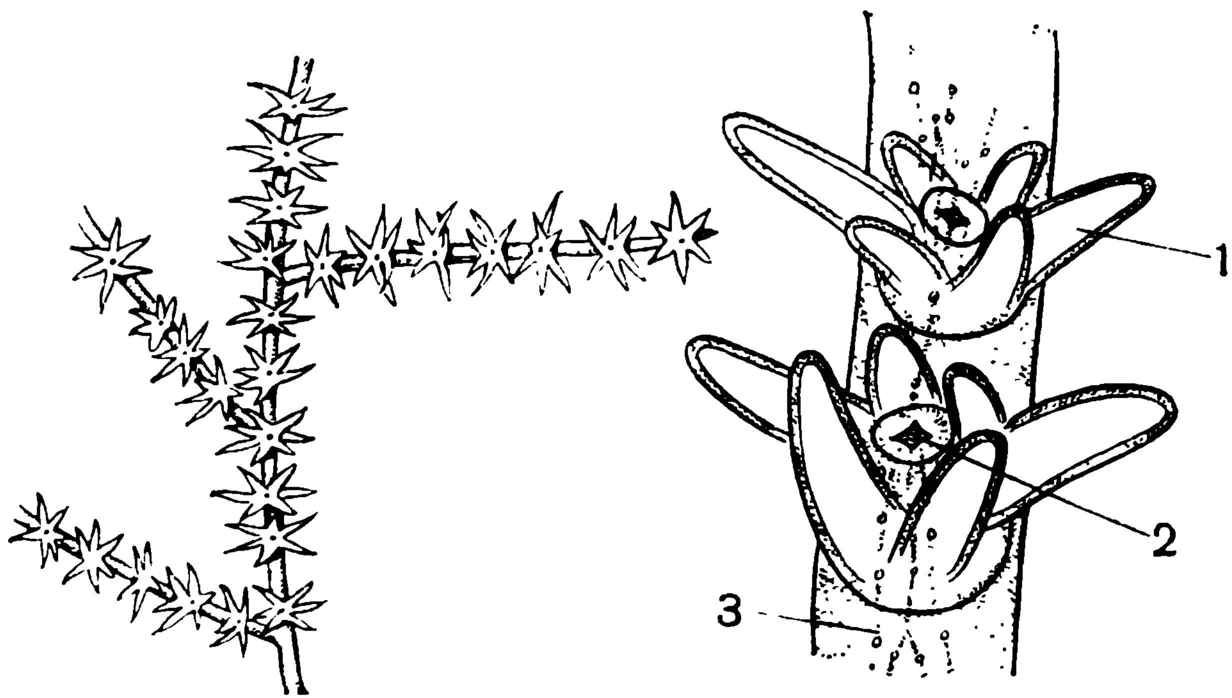


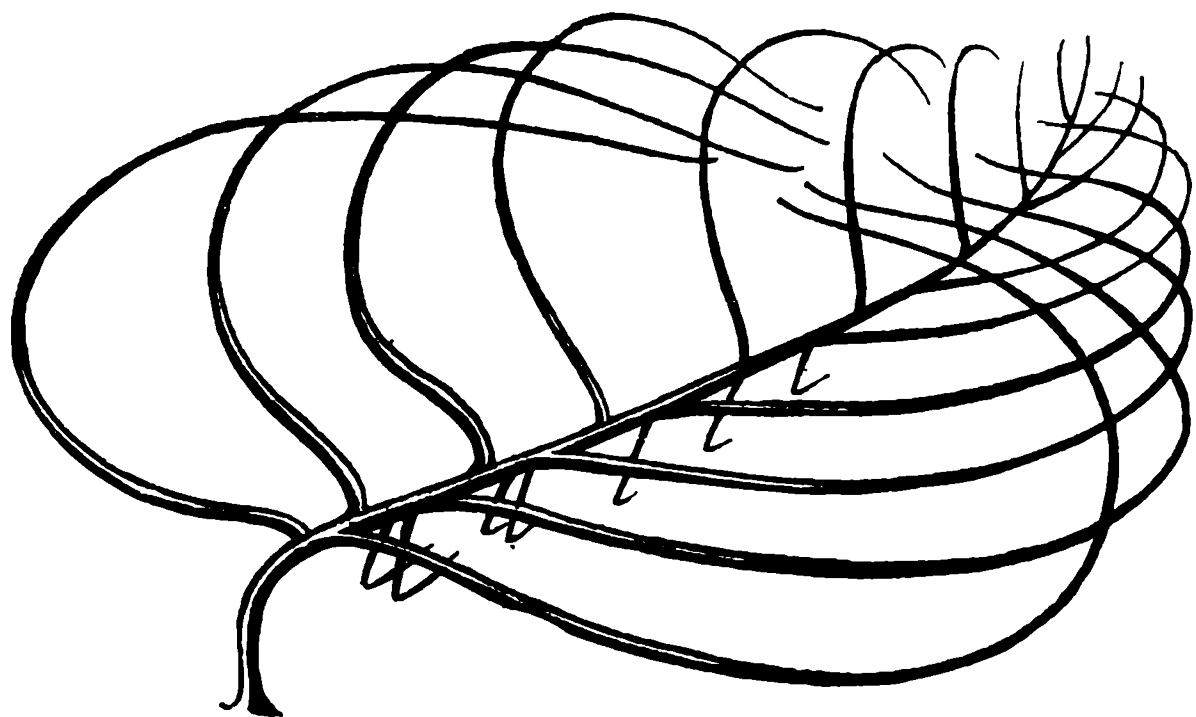
Рис. 176. Внешний вид антипатарий.

Слева — расположение полипов на ветвях колонии; *справа* — строение полипов: *1* — щупальца; *2* — ротовой диск; *3* — нити слизи с пищевыми частицами.

Антипатарии питаются не только осевшим на щупальцах детритом, но и мелкими ракообразными. Несмотря на скромные размеры, полипы антипатарий способны схватывать щупальцами планктонных рачков и убивать их залпами стрекательных клеток.

Из 120 видов антипатарий около 100 обитают на небольших глубинах тропического и субтропического поясов океана. Очень немногие виды смогли проникнуть в умеренные воды и на большие глубины. Глубже 2000 м встречается пять, а глубже 3000 м — только три вида антипатарий. Среди них — Bathypathes patula (максимальная глубина обитания 8120 м) и B. lyra. Первый образует красивые перистые колонии, прикрепляющиеся к субстрату базальной пластинкой или свободно торчащие в грунте. Колонии второго вида удивительно напоминают ловчую сеть типа верши (рис. 177). Полипы, сидящие на боковых ветвях, ориентированы своими ртами и щупальцами внутрь «ловчей сети». Это позволяет думать, что форма колонии имеет большое значение при улавливании добычи.

Рис. 177. Колония глубоководной антипатарии батипатес (Bathypathes) похожа на рыболовную вершу.



Антипатарии, как и благородный коралл,— издавна объект интенсивного промысла. Их твердый роговой скелет, известный под названием черного коралла, используется в ювелирной промышленности. Он легко режется, прекрасно полируется и не выцветает со временем. В древности измельченный скелет антипатарий применялся как лекарство от многих болезней. Возможно, что использование такого порошка в какой-то мере было оправдано,— ведь осевой скелет антипатарий содержит иод, бром и ряд других элементов, широко применяющихся и в современной медицине. Лекарственное значение этих животных нашло отражение в их названии — «антипатарии» в переводе означает «против болезней».

ОТРЯД МАДРЕПОРОВЫЕ КОРАЛЛЫ, ИЛИ СКЛЕРАКТИНИИ (MADREPORARIA, ИЛИ SCLERACTINIA)

Общая характеристика. *Мадрепоровые кораллы* — самая обширная группа кишечнополостных. Она насчитывает свыше 2500 видов, обитающих исключительно в море. Среди них имеются и одиночные, и колониальные формы, но последних подавляющее большинство. Самая характерная черта кораллов этого отряда — наличие мощного известкового скелета, образуемого эктодермой. Скелет мадрепоровых кораллов сплошной, т. е. он не состоит из отдельных элементов — спикул или игл. Известно, что клетки эктодермы многих кишечнополостных (*гидроидов*, *актиний* и др.) могут выделять на своей поверхности органический скелет. У мадрепоровых кораллов он представлен тончайшими хитиновыми нитями, которые, сплетаясь между собой, образуют на теле полипа нежную густую сеточку. В ней и отлагаются первые кристаллики карбоната кальция (рис. 178). Сначала они располагаются на сеточке подобно отдельным бусинкам, но постепенно сливаются в сплошной тонкий известковый слой, впоследствии преобразующийся в структурные элементы скелета.

Эктодерма подошвы полипа строит основную скелетную пластинку, от которой поднимаются радиальные скелетные перегородки — склеросепты, по своему положению соответствующие тканевым септам полипа. Вскоре полип оказывается как бы насаженным на скелетную основу, которая вдается снизу в его тело, хотя и отграничена всюду эктодермой. Склеросепты глубоко впячивают стенки тела полипа в его гастральную полость. По периферии склеросепты объединяются известковым валиком, который впоследствии образует невысокую чашечку — теку, или коралли т, в ней и помещается полип. Толща скелета постоянно наращивается, и у сформированного полипа живые мягкие ткани выглядят

по сравнению с мощным скелетом как полупрозрачная пленочка. У колониальных форм скелетные чашечки отдельных полипов сливаются в единый скелет колонии.

Полипы одиночных видов мадрепоровых кораллов могут достигать довольно большой величины. Так, диаметр подошвы некоторых видов грибовидных кораллов Fungia у наиболее крупных особей достигает 25 см (цв. табл. 31, 39). Напротив, полипы колониальных форм обычно очень маленькие, как правило, всего 1—5 мм в диаметре. Форма колоний, образуемых мадрепоровыми кораллами, разнообразна: одни виды образуют кустики, другие — плоские решетчатые плиты, третьи похожи на цветную капусту; имеются и шаровидные колонии. Форма колоний этих кораллов (Fungia) зависит, главным образом, от силы прибоя, течений, заиленности грунта и температуры воды (цв. табл. 37, 38).

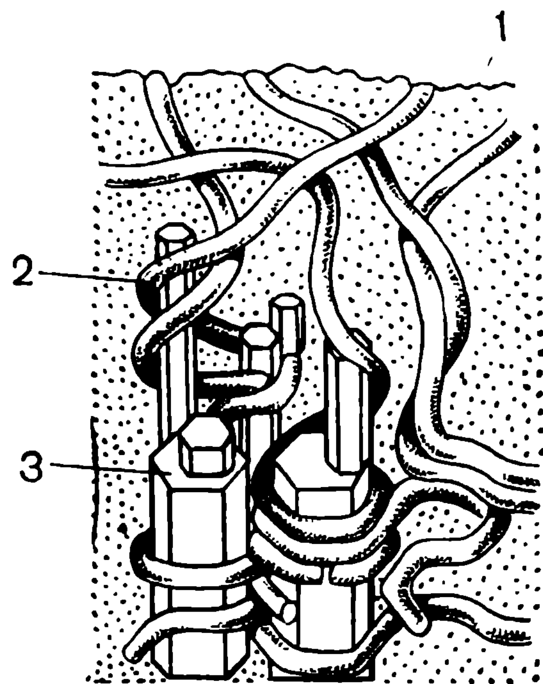


Рис. 178. Схема, поясняющая образование известкового скелета в клетке эктодермы мадрепорового коралла:
1 — наружная клеточная мембрана; *2* — хитиновые нити; *3* — кристаллики карбоната кальция.

Многие колониальные мадрепоровые кораллы проявляют отчетливую тенденцию к объединению колонии в единый организм вследствие слияния полипов. Так, колония *фавии* (Favia) имеет вид полушария с ячеистой поверхностью. Каждая ячейка — это чашечка полипа. Полип сидит внутри нее и похож на маленькую актинию — в его центре имеется рот, окруженный венчиком щупалец. У некоторых видов *платигир* (Platygyra) в чашечке сидит уже не один, а два-три полипа. Такая чашечка имеет не круглую, а неправильную вытянутую форму, рты полипов окружены все вместе одним венчиком щупалец. У этого коралла трудно установить, какое щупальце принадлежит какому полипу. У *лобофиллий* (Lobophyllia) в ряд сидят десятки полипов, причем границы между отдельными полипами утрачиваются еще больше, так как у некоторых соседних особей рты сливаются в общую щель (цв. табл. 23). У кораллов из группы *мозговиков* (Leptoria, Diploria) все полипы сливаются воедино. Колония имеет вид полушария, по поверхности которого проходят причудливо извитые борозды, что придает кораллу вид мозга (отсюда и русское название этих кораллов). По центру борозды проходит сплошная щель, образовавшаяся из слившихся ртов полипов, по сторонам этого единого рта колонии сидят рядами щупальца. У мозговиков вообще невозможно установить границы полипов — вся колония превратилась в единый организм.

Мадрепоровые кораллы обитают во всех зонах Мирового океана и на различных глубинах. Отдельные виды встречаются в полярных и умеренных поясах, но наибольшего разнообразия эти кораллы достигают только в тропиках, где они составляют основу знаменитых коралловых рифов.

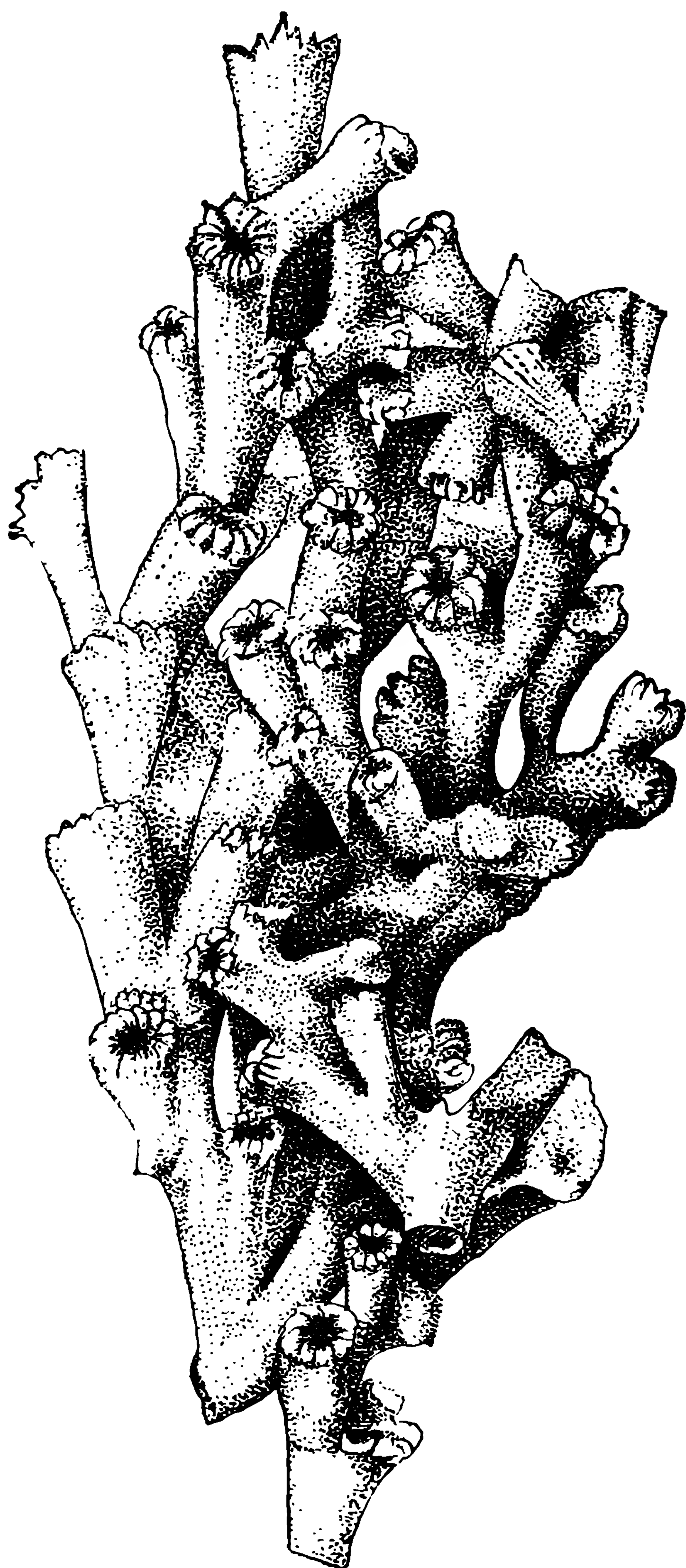
Экология и физиология кораллов. К о р а л л о в ы м и р и ф а м и называют массовые поселения (заросли) морских организмов, обладающих твердыми известковыми скелетами. Основу такого рифа составляют мадрепоровые кораллы, но далеко не всегда они являются его единственными создателями. Наряду с мадрепоровыми здесь могут быть и мягкие кораллы — альционарии, и гидрокораллы, и мшанки, и даже известковые водоросли. Кроме того, существует большое количество прикрепленных полихет, моллюсков и усоногих раков, также обладающих мощным известковым скелетом и участвующих в построении рифа. Однако главенствующая роль все же остается за мадрепоровыми кораллами. Они являются не только самыми многочисленными, но, что гораздо более важно, непременными компонентами кораллового рифа, тогда как представители любой из других перечисленных выше групп животных могут отсутствовать или встречаться в небольшом числе экземпляров. В связи с этим процветание жизни на коралловом рифе в первую очередь зависит от процветания самих мадрепоровых кораллов.

Отдельные виды мадрепоровых кораллов встречаются в различных частях Мирового океана и на различных глубинах, но далеко не везде кораллы образуют обширные поселения, которые получили название *рифов*. Для роста и процветания кораллового рифа необходимо наличие целого ряда благоприятных условий. Все рифообразующие кораллы нуждаются в морской воде с нормальной океанической соленостью, т. е. с содержанием в ней около 35‰ солей. Кораллы могут вынести некоторое повышение солености (так, они хорошо развиваются в водах Красного моря, соленость которого достигает 38—40‰), но всякое уменьшение количества солей в морской воде действует на мадрепоровых кораллов губительно. В связи с этим они не поселяются вблизи устьев крупных рек, где вода распреснена. Во время сильных дождей, принимающих характер стихийного бедствия, когда речной сток усиливается и соленость в прибрежных водах моря падает, наблюдается массовая гибель мадрепоровых кораллов. Особенно боятся кораллы прямого попадания на них дождевой воды, что иногда случается, если дождь идет во время отлива. Известно много случаев, когда обильные дожди вызывали гибель мадрепоровых кораллов, а вместе с ними и всего населения рифа. Массовая гибель мадрепоровых кораллов в результате сильнейших ливней наблюдалась в

1956 г. на некоторых участках восточного побережья Австралии. Гибель кораллов влечет за собой серьезные последствия для различных обитателей моря. Разлагающиеся мягкие ткани кораллов отравляют воду и вызывают смерть тех морских животных, которые уцелели при распреснении. Даже после того как море похоронит их трупы и начисто вымоет скелеты кораллов, еще долго такие участки остаются безжизненными. Большинство животных, населяющих коралловый риф, либо питаются кораллами, либо находят в их зарослях свое убежище, либо получают и то и другое. Поэтому, пока заново не разрастутся кораллы, жизнь здесь замирает.

Другое, не менее важное условие для жизни рифообразующих кораллов — высокая и постоянная температура морской воды. Установлено, что коралловые рифы встречаются лишь там, где температура воды никогда не падает ниже 20,5 °С. В связи с этим распространение коралловых рифов ограничено тропическими частями Тихого, Индийского и Атлантического океанов. На карте распространения коралловых рифов (цв. табл. 31) границы зоны, где они встречаются, почти полностью совпадают с изотермой 20 °С. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что в Атлантическом океане зона рифов на западном побережье значительно больше, чем на восточном. То же самое наблюдается и в Тихом океане. В его западной части зона рифов тянется от юга Японии до Австралии и включает всю северную половину ее береговой линии, тогда как на тихоокеанском побережье Америки эта зона расположена в относительно короткой полосе между тропиком Рака и экватором и совершенно не заходит в южное полушарие. Это обстоятельство не случайно, оно объясняется особенностями океанических течений. Вдоль экватора с востока на запад круглый год движутся воды поверхностного экваториального течения. Они сильно нагреваются под лучами тропического солнца. Конечно, тропическое течение не имеет вида цельного кольца: оно разбивается на три дуги материками Африки, Америки и островами, расположенными между Азией и Австралией. Дойдя до суши, дуга течения разбивается на два рукава, один из которых несет теплые воды на север, а другой — на юг. Это происходит и в Тихом, и в Индийском, и в Атлантическом океанах. Теплые течения обогревают восточные берега всех материков, в то же время их западные побережья охлаждаются. Это происходит вследствие подхода к экватору с севера и с юга вдоль западных берегов более холодных струй, восполняющих убыль воды, уносимой экваториальным течением. Разница между поселениями кораллов на западном и восточном побережье Индийского океана выражена меньше, так как в этом океане нет притока холодных вод с севера.

Рис. 179. Холодноводный мадрепоровый коралл лофелия (Lophelia).



Температура воды и недостаток освещения ограничивают распространение кораллов также и по вертикали. В связи с названными причинами кораллы не заходят на глубину более 50 м. Из этого правила известно пока только одно исключение: холодноводный северный мадрепоровый коралл *лофелия* (Lophelia prolifera Pall, рис. 179) образует в Норвежском море значительные заросли на глубине около 200 м. Конечно, этот вид мадрепоровых кораллов никогда не встречается в тропиках, так как приспособлен к жизни в совершенно других условиях. Состав животных, населяющих заросли лофелии, отличается своеобразием, но имеются и черты, сближающие их с сообществами животных тропических коралловых рифов.

Вертикальное распространение многих мадрепоровых кораллов ограничивается условиями освещенности. В теле большинства таких кораллов

поселяются микроскопические одноклеточные жгутиковые из отряда *перидиней* (Peridinea) — *симбиодиниумы* (Symbiodinium microadriaticum), широко известные под названием *зооксантелл* [1]. Они окрашивают живые ткани кораллов в зеленоватый или желтоватый цвет. Долгое время предполагали, что кораллы могут получать дополнительное питание, переваривая эти водоросли. Какое преимущество получают водоросли, поселяющиеся в теле кораллов, оставалось совершенно неясным. Известно, что такие же одноклеточные водоросли поселяются не только у многих кишечнополостных, но и в теле некоторых других тропических морских животных. В частности, они всегда имеются в тканях двустворчатых моллюсков *тридакн* (Tridacna), обитающих среди зарослей кораллов. Большинство кораллов образует с набивающими их ткани водорослями сложное физиологическое целое, загадка которого была разрешена недавно. Первая попытка объяснить причины и значение симбиоза между водорослями и кораллами принадлежит шотландскому исследователю Ч. Йонгу, который еще в 30-х годах приступил к изучению этой интереснейшей проблемы. Опыты Йонг ставил прямо на рифе, закрывая колонии мадрепоровых кораллов ящиками, которые не пропускали свет, но имели боковые отверстия, обеспечивающие свободный доступ воды. Симбиодиниумы, лишенные возможности осуществлять фотосинтез, быстро погибали. Но и кораллы, несмотря на обильную пищу, доставляемую водой, переставали расти и размножаться и через некоторое время тоже погибали. Позднее было показано, что кораллы не в состоянии использовать водоросли в качестве пищи даже в случае продолжительного голодания. По-видимому, в тканях голодающего коралла происходят физиологические изменения, в результате которых жгутиконосцы выходят из клеток энтодермы. Они попадают при этом в кишечную полость, но не перевариваются там, а извергаются через рот наружу. Оказалось, что кораллы вообще не способны переваривать растительные белки. Таким образом, прежняя гипотеза о том, что кораллы питаются своими сожителями, не получила подтверждения.

На основании наблюдений Йонг пришел к следующим выводам. Симбиодиниумы поселяются в теле кораллов и других тропических морских животных потому, что получают от своих хозяев углекислый газ (продукт их дыхания), который используют для фотосинтеза. Еще более важной следует считать возможность получения ими таких продуктов обмена хозяина, как образующиеся в результате его жизнедеятельности соединения азота и фосфора, запасы которых в морской воде чрезвычайно ограниченны. Эти вещества жгутиконосцы используют для синтеза аминокислот и белков и, таким образом, изымают из круговорота веществ в организме хозяина продукты его обмена, как бы заменяя кораллам отсутствующие у них органы выделения. Много позднее, с появлением новых методов исследования, Йонг и его коллеги, а почти одновременно с ними и другие исследователи установили тонкие механизмы взаимоотношений между кораллами и их сожителями — симбиодиниумами. Используя метод меченых атомов (для этого в воду, в которой содержались кораллы, добавляли углекислый газ, содержащий изотоп углерода ^{14}C), они смогли показать, что около 60% продуктов фотосинтеза (углеводов и аминокислот) быстро переходят из клеток жгутиконосцев в ткани коралла. Электронный микроскоп помог увидеть, что каждая клетка энтодермы коралла, несущая водоросль, охватывает ее плотным кольцом. Очевидно, это и создает условия для транспорта веществ из одной клетки в другую и дает возможность кораллу-хозяину забирать бóльшую часть органических веществ, вырабатываемых симбионтами. Таким образом, стало ясно, что кораллы все-таки питаются за счет своих сожителей, но совсем не так, как это предполагалось когда-то. В этой связи интересно вспомнить еще один, правда, не касающийся мадрепоровых кораллов, уже довольно давно установленный факт. Есть виды мягких кораллов (Alcyonacea), которые, будучи обильно заселены симбиотическими жгутиконосцами, утрачивают свободное питание, не реагируют на животную пищу, некоторые части их пищеварительной системы редуцируются и в темноте они погибают. Видимо, эти кораллы (подобно мадрепорариям) питаются за счет своих симбионтов.

В водах тропических морей ощущается острая нехватка соединений азота и, в особенности, фосфора. Вычислено, что в среднем на 1 т морской воды приходится всего около 17 г соединений азота. Содержание же соединений фосфора в 1 т воды не превышает 0,1 г вещества. Эти вещества, необходимые для жизнедеятельности, кораллы могут получать с пищей и, как теперь стало известно, усваивать непосредственно из морской воды. Однако получаемое при этом количество азот- и фосфорсодержащих соединений все-таки остается недостаточным. И тут приходят на помощь симбиотические водоросли. Усваивая неорганические соединения азота и фосфора, они передают их кораллам в виде продуктов фотосинтеза. Особенно интересна судьба фосфора. Однажды усвоенные организмом коралла фосфорсодержащие вещества наружу не выводятся. Во всяком случае, их не удается найти в составе выделяемых в воду продуктов обмена. Создается впечатление, что эти вещества циркулируют в замкнутой системе коралл — симбиодиниум. Таким образом, со-

[1] Ботаники относят их к пиррофитовым водорослям (Pyrrhophyta).

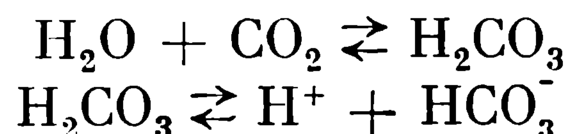
единения фосфора могут быть использованы многократно, не попадая во внешнюю среду. Это одно из важных приспособлений кораллов к жизни в тропических водах.

Дефицит азота кораллы тоже восполняют с помощью своих симбионтов. Впрочем, при общей бедности морской воды азотсодержащими соединениями, непосредственно в зоне обитания кораллов, т. е. на рифах, этих веществ, по-видимому, больше, чем в окружающих водах. Дело в том, что на рифе в изобилии поселяются микроскопические сине-зеленые водоросли и разнообразные бактерии, которые, подобно клубеньковым бактериям корневой системы бобовых растений, связывающим азот воздуха, способны связывать молекулярный азот, растворенный в воде. Образующиеся при этом соединения уже доступны усвоению другими обитателями моря.

Следует отметить еще одну сторону взаимоотношений кораллов и водорослей. Дело в том, что воды тропических морей относительно бедны кислородом, и обитатели тропиков нередко испытывают кислородное голодание. Кораллы, как и другие беспозвоночные, вступающие в симбиотические отношения с одноклеточными водорослями, оказываются в гораздо более благоприятных условиях. Ведь в процессе фотосинтеза, осуществляемого жгутиконосцами, обязательно выделяется свободный кислород, который и используется тканями хозяина.

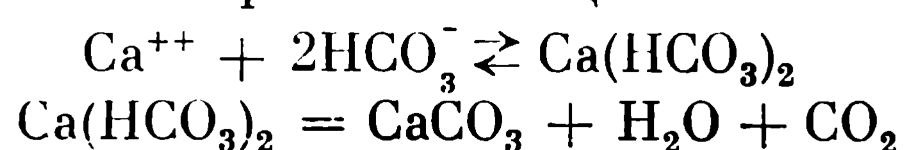
Около двух десятилетий назад удалось выявить механизм отложения извести кораллами. Была установлена прямая зависимость между скоростью этого процесса и фотосинтезом симбиодиниумов. Оказалось, что на свету известь образуется в 10 раз быстрее, чем в темноте. Предполагают, что кораллы, поселяющиеся в затененных местах или на некоторой глубине, куда попадает меньше света, потому и обладают более нежным скелетом, что фотосинтез там замедлен.

Чтобы лучше представить себе роль водорослей в построении скелета, нужно проследить ход химических реакций в процессе образования извести (карбоната кальция). Растворенный в морской воде углекислый газ образует крайне нестойкое соединение — угольную кислоту, которая распадается на ионы:



$$H_2O + CO_2 \rightleftarrows H_2CO_3$$
$$H_2CO_3 \rightleftarrows H^+ + HCO_3^-$$

В морской воде всегда есть растворенный углекислый газ и большое количество ионов кальция. Последние легко вступают в реакцию с непрерывно возникающими ионами HCO^-_3. При этом образуется гидрокарбонат кальция, соединение тоже очень непрочное, которое легко переходит в нерастворимый карбонат кальция:



$$Ca^{++} + 2HCO_3^- \rightleftarrows Ca(HCO_3)_2$$
$$Ca(HCO_3)_2 = CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

Направленность этой реакции непосредственно зависит от степени насыщения воды углекислым газом. Если концентрация его высока, реакция сдвигается влево, т. е. в сторону образования гидрокарбоната кальция. Если же углекислого газа мало, то происходит сдвиг реакции вправо и в осадок выпадает карбонат кальция — известь. Степень насыщения морской воды углекислым газом зависит от многих причин, но прежде всего от температуры воды. В холодной воде углекислый газ растворяется хорошо, поэтому реакция сдвинута влево и в основном идет образование растворимого гидрокарбоната кальция. Выпадение же в осадок извести незначительно. Но чем теплее вода, тем хуже идет растворение углекислого газа и тем интенсивнее происходит выпадение в осадок нерастворимой извести. Вот почему беспозвоночные тропических морей, в отличие от своих северных собратьев, обладают особенно мощно развитым известковым скелетом. Это хорошо видно на примере моллюсков с их известковой раковиной.

Вернемся к симбиозу кораллов со жгутиконосцами. Наличие в тканях кораллов симбиодиниумов, которые интенсивно потребляют углекислый газ, выделяемый хозяином при дыхании, неизбежно способствует сдвигу химических реакций вправо, т. е. в сторону образования извести, которая откладывается в петлях хитиновой сеточки, выделяемой эктодермой полипа. В темноте, когда фотосинтез прекращается, скорость построения скелета резко замедляется. Это находит отражение в наличии суточных колец роста кораллов, который днем идет более интенсивно, чем ночью. Разумеется, в зависимости от времени года скорость откладывания извести меняется еще более заметно. У полипов, как и у деревьев, образуются годичные кольца роста. Теперь понятно, почему мадрепоровые кораллы даже при благоприятной температуре не опускаются на такую глубину, куда проникает мало света, и редко поселяются в затененных местах — нишах и щелях. Исключение составляют лишь виды, в теле которых нет симбионтов. Таков маленький киноварно-красный коралл Tubastrea, предпочитающий укрытие, затененные места рифа.

Итак, сожительство кораллов и одноклеточных водорослей относится к числу взаимовыгодных, мутуалистических, отношений. Водоросли получают от коралла углекислый газ и соединения азота и фосфора, необходимые им для фотосинтеза. К тому же они защищены организмом хозяина от бесчисленных животных, питающихся фитопланктоном. Кораллы же используют и основные, и побочные продукты фотосинтеза водорослей, т. е. органические вещества и кислород. Между хозяином и симбионтами вырабатывается система внутреннего круговорота фосфора. Наконец, с помощью водорослей кораллы строят свой прочный известковый скелет. Если отдельные виды мадрепоровых

кораллов и могут существовать без симбионтов, то наличие последних совершенно необходимо для образования мощных коралловых зарослей — рифов. Избыток кислорода, быстрое удаление продуктов обмена, усиление питания кораллов и изъятие углекислого газа, необходимое для образования карбоната кальция,— все это создает условия для быстрого роста колоний и развития у них мощного скелета. Изучение шлифов скелета ископаемых мадрепоровых кораллов показало, что симбиоз этих животных с водорослями длится не менее 400 млн. лет.

Следующее, важнейшее условие, способствующее нормальной жизнедеятельности рифообразующих кораллов,— чистота и прозрачность морской воды. Мадрепоровые кораллы предпочитают прозрачную воду не только потому, что она лучше пропускает солнечные лучи, несущие тепло и свет, но и потому, что сами мадрепоровые кораллы не выносят попадания на свое тело частиц ила. Особенно это касается видов, способных образовывать сплошные густые заросли. Для них заиление не менее губительно, чем понижение температуры ниже 20 °С или распреснение морской воды. Тем не менее в ряде случаев и в заиленных местах (в бухтах, лагунах) встречаются значительные поселения мадрепоровых кораллов. Однако они никогда не образуют здесь густых зарослей, их видовой состав значительно отличается от видового состава кораллов, обитающих в незамутненной воде. Если колонию мадрепоровых кораллов поместить в сосуд с чистой теплой морской водой, то она через короткий срок неизбежно погибнет вследствие недостатка кислорода. Дело в том, что с повышением температуры растворимость газов в воде понижается; кораллы же очень быстро поглощают из воды растворенный кислород и, если воду не сменить, погибают. Вот почему в природе наибольшего развития кораллы достигают в прибойных участках моря, где обогащение воды кислородом облегчено, а сами кораллы постоянно омываются все новыми порциями воды.

Казалось бы, немного можно найти мест, где все эти условия были бы в наличии одновременно. Однако это не так. Значительные пространства тропической части Мирового океана оказываются вполне благоприятными для процветания мадрепоровых кораллов. Общая площадь всех коралловых сооружений превышает 27 млн. км². Площадь одних только островов и обнажающихся при отливе рифов равна приблизительно 8 млн. км², т. е. она несколько более площади Австралии, равной 7,7 млн. км².

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Все многообразие построек, создаваемых кораллами и другими рифообразующими организмами, можно разделить на несколько основных типов. Различают **береговые рифы**, расположенные непосредственно по берегам островов или материков, **барьерные рифы**, отстоящие от берега на некотором расстоянии, и **атоллы** — кольцеобразные коралловые острова. Наконец, имеются также значительные **коралловые банки**, которые возникают на отмелях, и густые коралловые поселения в лагунах и бухтах. Процесс формирования всех этих коралловых построек интересовал геологов и зоологов очень давно, особенно непонятным казалось происхождение кольцевидных островов — атоллов. Было предложено несколько теорий, объясняющих образование этих островов, причем многие из них довольно наивны. Так, до середины прошлого века господствовало предположение, что атоллы являются коралловыми обрастаниями кратеров подводных вулканов.

Первая убедительная теория происхождения коралловых построек различных типов была выдвинута Ч. Дарвином. В своей книге «Строение и распространение коралловых рифов», вышедшей в 1842 г., Дарвин дал не только подробнейшее описание различных коралловых построек, но и показал, как один тип коралловых поселений по мере развития переходит в другой. Дарвин собрал огромный материал, касающийся особенностей жизнедеятельности организмов, образующих коралловый риф, их отношения к условиям внешней среды, интенсивности роста и распространения в Мировом океане. Часть сведений он получил от капитанов кораблей, плававших в тропических морях, и от ученых, занимавшихся изучением кораллов. Ценнейшие наблюдения провел он сам во время кругосветного путешествия на «Бигле». По мнению Дарвина, первой стадией образования коралловых островов является окаймляющий береговой риф. Кораллы в этом случае используют берега островов в качестве опоры, или, как говорят специалисты, субстрата. Если условия благоприятствуют развитию кораллов, а остров не испытывает подъема или опускания, риф так и остается окаймляющим береговым рифом. В тех случаях, когда дно моря в результате процессов, происходящих в земной коре, начинает подниматься и остров как бы выходит из воды, окаймляющий риф разрастается вдоль его новой береговой линии. Участки рифа, которые оказываются поднятыми над уровнем моря, погибают, а с морской стороны риф нарастает и увеличивается. Но общая картина при этом не меняется.

Совсем иначе обстоит дело в тех случаях, когда морское дно опускается и остров погружается в воду. Как уже указывалось выше, рифообразующие организмы требуют для своего развития много пищи и чистой морской воды, богатой кислородом. Благодаря этому нарастание рифа всегда идет по его периферии, омываемой морем. Вследствие этого между растущим внешним краем берегового

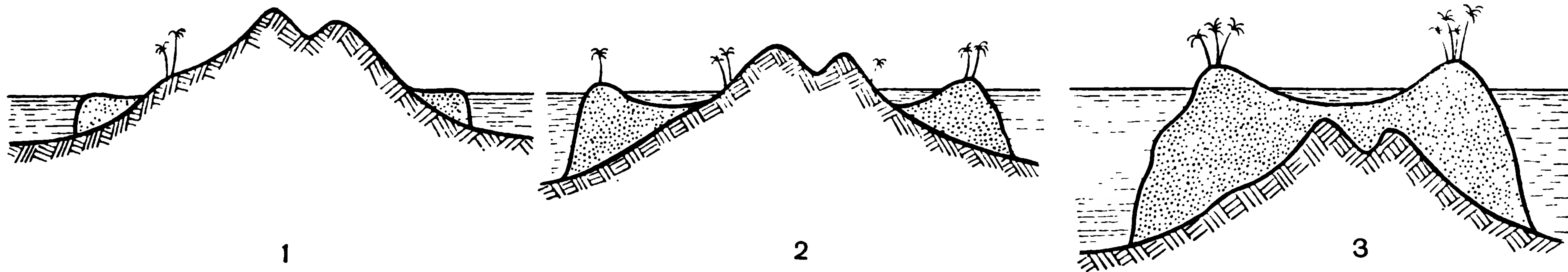


Рис. 180. Так постепенно из берегового рифа (*1*) образуется барьерный риф (*2*), а из него — атолл (*3*).

рифа и погружающимся островом вскоре образуется затопленное водой пространство, на котором кораллы растут менее интенсивно. Так возникает барьерный риф. Чем дольше длится этот процесс, тем дальше барьер отступает от острова. Наконец может наступить такой момент, когда остров окончательно погружается в море, а барьерный риф превращается в атолл — кольцевой остров с заключенной внутри него лагуной.

Современные коралловые постройки дают возможность проследить все стадии постепенного превращения берегового рифа в атолл (рис. 180). По мере дальнейшего опускания морского дна кольцо атолла постепенно расширяется, причем с его наружной стороны сразу начинается крутой свал. Внутренняя лагуна обычно бывает мелководной, так как она все время зарастает менее прихотливыми, но и медленно растущими видами кораллов. Скорость роста различных кораллов неодинакова. Массивные виды, как, например, мозговики, нарастают в год на 1—2 см; ветвистые формы, если ничто не препятствует их развитию, дают за это же время ветки длиной 20—30 см. Вероятно, внутренние возможности роста кораллов более значительны, чем это допускается внешними условиями. Так, рост рифа вверх резко ограничивается уровнем моря; но как бы быстро ни опускалось морское дно, кораллы всегда успевают разрастись до той верхней границы, при которой они могут существовать. Часть современных коралловых островов возвышается со дна моря на очень значительную высоту.

Позднее некоторые исследователи выдвинули другие теории происхождения коралловых островов. Дело в том, что теория Дарвина базируется на одном непременном условии — опускании морского дна. Между тем противники этой теории утверждают, что отношения между поднятиями и опусканиями морского дна в действительности несравненно сложнее, чем это полагал Дарвин. В связи с этим в 1880 г. Дж. Меррей (1841—1914) выдвинул новое предположение о происхождении атоллов. Меррей полагал, что над подводными возвышенностями (которые могут возникнуть благодаря вулканической деятельности) жизнь гораздо богаче. Здесь на отмелях поселяются различные донные морские организмы, а в воде над ними развивается более богатый планктон. Отмирая, все эти животные оставляют много скелетных остатков, благодаря чему напластование осадков на такой возвышенности идет значительно быстрее, чем на более глубоких участках морского дна. Когда вершина такого подводного бугра приблизится к поверхности моря на 50 м, на ней начинают поселяться мадрепоровые кораллы. Они растут вверх и образуют коралловую банку. Последняя нарастает по периферии, а ее внутренние части разрушаются, благодаря чему и образуется кольцо атолла. Хотя теория Меррея на некоторый срок получила признание, но она не объяснила происхождения барьерных рифов и была забыта.

Позднейшие исследователи опять вернулись к теории Дарвина, но пытались внести в нее некоторые дополнения. Очень остроумное решение вопроса предложил американский ученый Дели. Он совершенно правильно рассудил, что для теории Дарвина нет особой разницы, опускается ли морское дно, или повышается общий уровень воды в океане. Предложенная Дели «теория ледникового контроля» основывается на том, что в последнюю ледниковую эпоху значительные массы воды вышли из кругооборота и остались на континентах в виде льда. В это время наблюдалось общее похолодание на всем земном шаре и условий для произрастания рифообразующих кораллов не было. С наступлением потепления в тропических частях моря появились и теплолюбивые кораллы, которые селились на отмелях и вокруг островов. Потепление вызвало таяние ледников, что повлекло за собой повышение уровня Мирового океана примерно на 100 м. Именно на этой глубине, как тогда считали, залегают достоверные остатки скелетов мадрепоровых кораллов. Теория Дели, поддержанная известным исследователем коралловых рифов Девисом, в значительной мере укрепляет теорию Дарвина, хотя и вносит в нее существенные изменения. Однако и «ледниковый контроль» не дает исчерпывающего объяснения происхождению коралловых островов.

Сам Дарвин знал, каким путем можно доказать правомерность его теории: организовать бурение некоторых атоллов, чтобы добыть для изучения грунтовые трубки с глубины 200 м. Если на такой

глубине недра атолла будут сложены из кораллового известняка, его теория получит неопровержимое доказательство. Мечта Дарвина осуществилась только в середине XX в. В 1951 г. были произведены два очень глубоких бурения на атолле Эниветок. Оказалось, что коралловый известняк подстилается базальтовым слоем лишь на глубине 1266 и 1389 м. Сделанные расчеты показали, что риф, давший начало этому атоллу, зародился 60 млн. лет назад. Совершенно очевидно, что накопление столь мощных известняков могло произойти только в результате длительного погружения дна океана.

В последнее время появилось много новых данных, касающихся геоморфологии, океанографии, палеонтологии и биологии современных рифообразующих животных. Все они используются для уточнения дарвиновской теории.

ОАЗИСЫ МОРЯ

Коралловые рифы представляют собой как бы насыщенные жизнью оазисы среди малопродуктивных вод тропического океана. Вычисления показали, что они дают 1500—3500 г первичной продукции углерода на 1 м^2 в год. Это в 100 раз больше, чем в окружающем океане, и в 4—8 раз больше, чем в морях умеренной зоны (не считая ее самой прибрежной части). Не удивительно, что рифовые биоценозы, по большей части приуроченные к коралловым островам, отличаются поразительным богатством и разнообразием.

Внешне все коралловые острова очень сходны между собой. При подходе к такому острову уже издали становятся видны ряды кокосовых пальм, белая полоса прибрежного пляжа и буруны на краю рифа (цв. табл. 32). Коралловые острова обычно очень незначительно поднимаются над уровнем моря, их растительность довольно однообразна: кроме кокосовых пальм, здесь растут высокие кусты *пандануса*. Листья этого растения широкие и длинные, снабжены по краям многочисленными, очень острыми зазубринами-шипами. На кустах висят плоды, похожие по цвету, величине и форме на ананас. Ближе к берегу можно видеть высокую жесткую траву и мясистые *опунции*, похожие на некоторые виды кактусов. Вся эта растительность удовлетворяется скудной почвой и может обходиться минимальным количеством пресной воды, которая выпадает во время редких дождей.

Пляж резко отграничен от полосы зеленых растений, он состоит почти исключительно из кораллового песка — перемолотых волнами скелетов *мадрепоровых кораллов*, но здесь же имеются и раковины морских простейших *фораминифер*, и обломки раковин *моллюсков*. Часто попадаются целые, обмытые морем раковины, многие из них имеют очень красивую форму, ярко окрашены, блестят перламутром. На поверхности песка бегают *жуки-скакуны*, в самом песке роют норы крабы (Ocypoda). Это очень осторожные животные, укрывающиеся в нору при малейшей опасности. Если такого краба застать вдали от норы, он стремительно несется на высоко поднятых ногах по пляжу и с разбегу смело бросается в набегающую волну. Остановившись на мелководье, оципода высовывает из воды глаза, сидящие на длинных стебельках, как бы выполняющих роль перископа.

Ширина пляжа обычно не превышает 10—20 м, его верхняя часть только во время самого сильного прилива обдается брызгами морской воды, тогда как нижняя часть пляжа заливается приливной волной очень регулярно. В приливно-отливной части пляжа поселяются различные роющие двустворчатые моллюски, ползающие брюхоногие, мелкие *раки-отшельники* и некоторые виды *полихет*. Ниже расположен отмерший участок рифа, состоящий из кораллового известняка, покрытого многочисленными мелкими и крупными обломками кораллов. Здесь в щелях и под кустами мертвых полипняков поселяются змеехвостки *макрофиотриксы* (Macrophiotrix), гигантские полихеты *эунице* (Eunice aphroditoides), достигающие более 1 м в длину. В толще известняка обитают животные, сверлящие и разрушающие скелет мертвых кораллов. Среди них наиболее активны небольшие двустворчатые моллюски *литофага* (Lithophaga) и *гастрохена* (Gastrochaena), а также маленькие морские ежи *эхинометра* (Echinometra matthaei). Отмерший участок рифа покрыт различными водорослями, которые служат пищей некоторым его обитателям. Гигантские полихеты эунице далеко высовываются из своих убежищ и пожирают водоросли. При малейшей опасности они быстро скрываются в щели.

Если продвигаться далее в сторону моря, можно увидеть первые колонии живых мадрепоровых кораллов (цв. табл. 34). Ближе всего к берегу селятся буро-зеленые шаровидные или уплощенные колонии *поритес* (Porites), *фавитес* (Favites) и *орбицелла* (Orbicella). Они относятся к разным семействам, но имеют одну общую особенность: полипы этих видов могут глубоко втягиваться внутрь массивных колоний и потому способны переносить непродолжительное обсыхание (этот участок рифа во время отлива на некоторый период остается не покрытым водой). Отдельные виды живущих здесь кораллов не выносят обсыхания, в связи с чем у них выработалась своеобразная форма колонии, позволяющая запасать воду на время отлива. Внешне такая колония больше всего похожа на чашу или бокал (рис. 181). Когда уровень воды при отливе понижается, в полости чаши остается вода. Все полипы таких колоний обращены внутрь и поэтому постоянно находятся в водной среде. Это приспособление выработалось

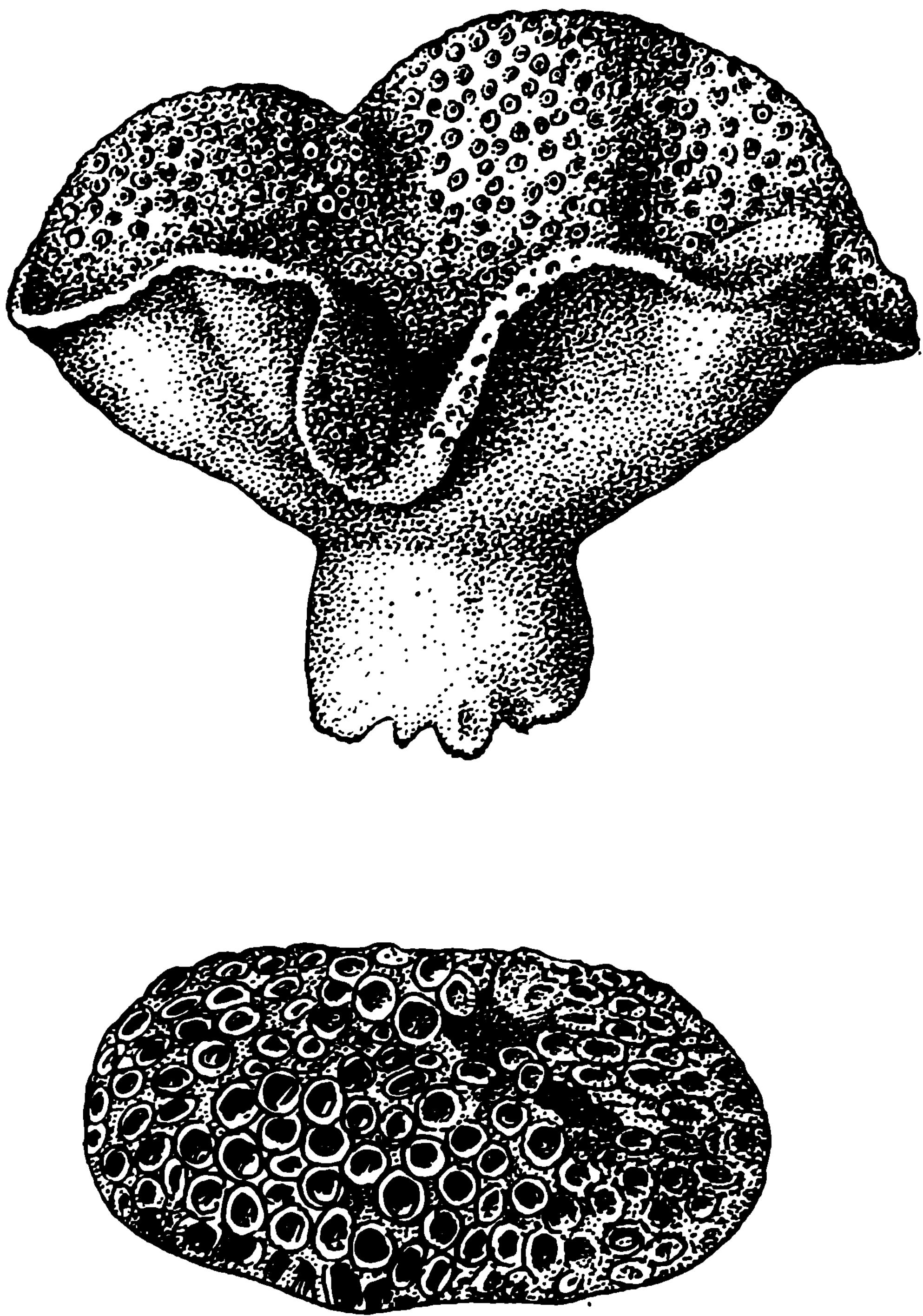


Рис. 181. Литоральная (*вверху*) и сублиторальная (*внизу*) формы мадрепорового коралла турбинарии (Turbinaria).

у некоторых видов *турбинарий* (Turbinaria) и *подабаций* (Podabacia). Колонии этих же видов при поселении в более глубоких местах, где они не подвергаются обсыханию, имеют плоскую или даже несколько выпуклую форму. В этой зоне рифа обитают многочисленные брюхоногие моллюски — *ципрея* (Cypraea) и *конус* (Conus), много *змеехвосток*, *голотурий*, *раков-отшельников* и *крабов*. Иногда попадаются большие брюхоногие моллюски *крылороги* (Lambis), несущие на раковине длинные изогнутые шипы.

Уходящий в море край рифа — внешний склон представляет собой отвесную стену высотой около 20 м (цв. табл. 35). Даже в тихую безветренную погоду и во время самого низкого отлива здесь бьются волны прибоя, и здесь же кораллы образуют сплошные многоярусные заросли. Волны наката достигают огромной силы, они обрушиваются на риф и разбиваются о него в белую пену. Особенно мощные удары волн принимает на себя самый верхний участок склона — гребень рифа. Не удивительно, что там поселяются низкие корковидные колонии, слабо разветвленные, с короткими толстыми ветвями. Ниже гребня, где действие волн ослаблено, кроме плоских стелющихся форм можно видеть и колонии с более тонкими и длинными ветвями. У основания склона обычны крупные, массивные шаровидные кораллы.

Несмотря на то, что на внешнем склоне и в особенности на гребне рифа концевые веточки колоний постоянно обламываются, т. е. в какой-то мере идет их разрушение, нарастание рифа в сторону моря происходит именно здесь. Бурному росту кораллов способствуют и высокое насыщение воды кислородом, и хорошая освещенность, стимулирующая интенсивный фотосинтез симбиодиниумов, и постоянный приток пищи — морского планктона и растворенных органических веществ. Таким образом, верхняя часть склона и гребень представляют собой некое единство противоположностей — это одновременно и зона разрушения, и зона построения рифа (рис. 182). В сторону берега за гребнем тянется более или менее плоская рифовая платформа. На ней укореняются отдельные массивные колонии, а в лужах (ваннах) на заиленном дне развивается особая лагунная фауна кораллов, представленная одиночными грибовидными формами и множеством нежных тонковетвистых колоний. За этой живой зоной рифовой платформы в сторону берега простирается широкая мертвая зона. Она представляет собой известковое плато, постоянно наращиваемое за счет обломков кораллов, забрасываемых сюда волнами с гребня и верхней части внешнего склона. Выше этой зоны располагается, как уже говорилось, широкий пляж с белоснежным коралловым песком.

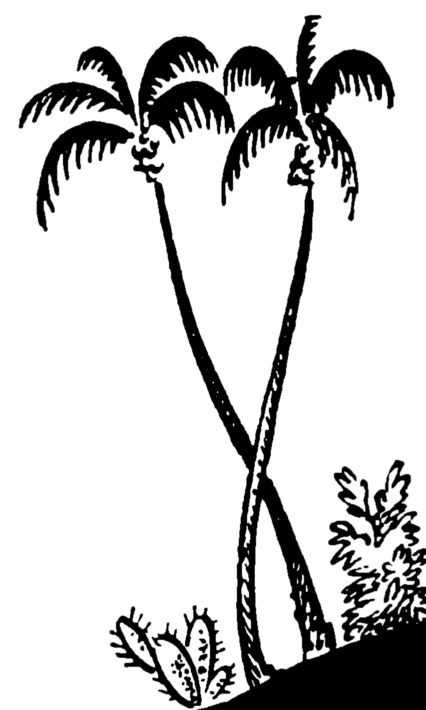
Биологу особенно интересно познакомиться с жизнью на внешнем склоне рифа. Действие постоянно движущихся масс воды откладывает глубокий отпечаток на коралловое поселение. Кроме волн, здесь все неподвижно. Обломки кораллов и раковины мертвых моллюсков прочно заклинены в щелях — все подвижные предметы неминуемо уносятся волнами и либо смываются в море, либо выбрасываются на более высокие участки рифа. Колонии кораллов здесь плотно срастаются с основой рифа и между собой. Одни из них имеют вид гигантских шаров, другие комковаты, есть колонии плоские как лепешки. Здесь встречаются кораллы *мозговики* (Platygyra, Diploria, Leptoria), шаровидные гладкие *пориты* (Porites) и *орбицеллы* (Orbicella), колючие *галаксеи* (Galaxea), массивные *симфиллии* (Symphyllia) и *лобофиллии* (Lobophyllia). Все разветвленные формы коротковетвисты. Эти кораллы не боятся разрушительного действия волн, так как обладают толстым и очень прочным известковым скелетом. Другие виды кораллов, например некоторые представители рода *акропор* (Acropora), приспособились к жизни в прибойной полосе иначе. Они имеют вид огромных округлых плит и похожи на гигантские грибы-трутовики. Эти кораллы растут в несколько ярусов по наружному склону рифа. Диаметр таких плит достигает 2—5 м. Вся толща плиты пронизана многочисленными отверстиями и напоминает решето. Набегающие и уходящие волны свободно проходят сквозь отверстия, не разрушая колонии. Все колонии кораллов, поселяющиеся на внешнем

склоне рифа, окрашены в очень яркие цвета. Благодаря наличию в тканях полипов симбиотических водорослей большинство видов кораллов приобретает желтоватую или зеленую окраску. Цвет, особенно зеленый, очень сочен, похож на цвет молодой весенней травы. Края ситовидных плит акропор, как более молодые участки колонии, окрашены светлее. Между бурыми и зелеными кораллами яркими пятнами выделяются карминно-красные, иногда вишнево-красные колонии *поциллопор* (Pocillopora). Здесь же поселяются коричневые с голубым или сиреневым налетом Montipora foliosa, колония которых по форме напоминает цветную капусту. В темных щелях сидят маленькие колонии коралла Tubastrea киноварно-красного цвета.

Если опуститься в воду по внешнему краю рифа на глубину 3—4 м, взору представится совершенно необыкновенный подводный лес. На этой глубине сила прибойных волн несколько ослабевает, поэтому здесь поселяются более нежные ветвящиеся колонии, причем преобладают представители многообразного рода акропор. Здесь есть колонии, похожие по форме на елочки, густые колючие кусты, грибы-трутовики, имеются и различные кораллы, причудливая форма которых трудно поддается описанию (цв. табл. 37). Преобладают яркие краски: лимонно-желтая, изумрудно-зеленая, светло-коричневая, малиновая. Очень часто кончики ветвей несут голубой налет мелких молодых полипов. В ряде случаев к мадрепоровым кораллам прибавляются мягкие кораллы *альционарии* (Alcyonacea). Чаще других встречаются здесь виды рода *саркофитон* (Sarcophyton), колонии которых образуют обширные скользкие ковры площадью в несколько квадратных метров, сплошь покрытые сосковидными выростами. Когда идешь по такому ковру, ноги скользят и погружаются в податливую толщу колонии. Цвет мягких кораллов обычно серый, мутно-зеленый или серофиолетовый. Некоторые виды, разрастаясь, ниже уровня отлива приобретают причудливую форму граммофонных труб с волнистыми краями, гигантских воронок, ваз или чаш. В прибойной части рифа поселяются также некоторые гидрокораллы, среди которых главное место занимает *жгучий коралл* (Millepora), образующий густые сплетения кремово-желтых ветвей. Здесь же попадаются и ярко-голубые *солнечные кораллы* (Heliopora).

Очень богато и население прибойной части рифа. В густых зарослях кораллов находят убежище и пищу многочисленные черви, моллюски, ракообразные, иглокожие, рыбы и многие другие животные. Часть из них всю жизнь прячутся внутри колонии, иногда они просверливают ее скелет. В ряде случаев колония обрастает такое животное со всех сторон, и оно оказывается навсегда замурованным в толщу коралла, получая пищу через небольшое отверстие. Другие укрываются в заросли только при опасности, третьи постоянно ползают по поверхности колоний или держатся вблизи от них. Такие организмы называются к о р а л л о б и о н т а м и (цв. табл. 40, 41). Их взаимоотношения с кораллами очень многообразны, и это позволяет объединить их в несколько биологических групп.

Те животные, которые селятся преимущественно на отмерших частях колонии, т. е. используют кораллы только в качестве субстрата, относятся к числу случайных поселенцев. Таковы гидроиды, многие губки, некоторые боконервные и брюхоногие моллюски. Организмы же, вступающие в тесную связь с живыми кораллами, относятся к числу симбионтов в широком смысле этого слова. Вторую большую, равную по рангу симбионтам, группу составляют д е с т р у к т о р ы, или р а з р у ш и т е л и. Это животные, которые наносят кораллам повреждения, либо раз-



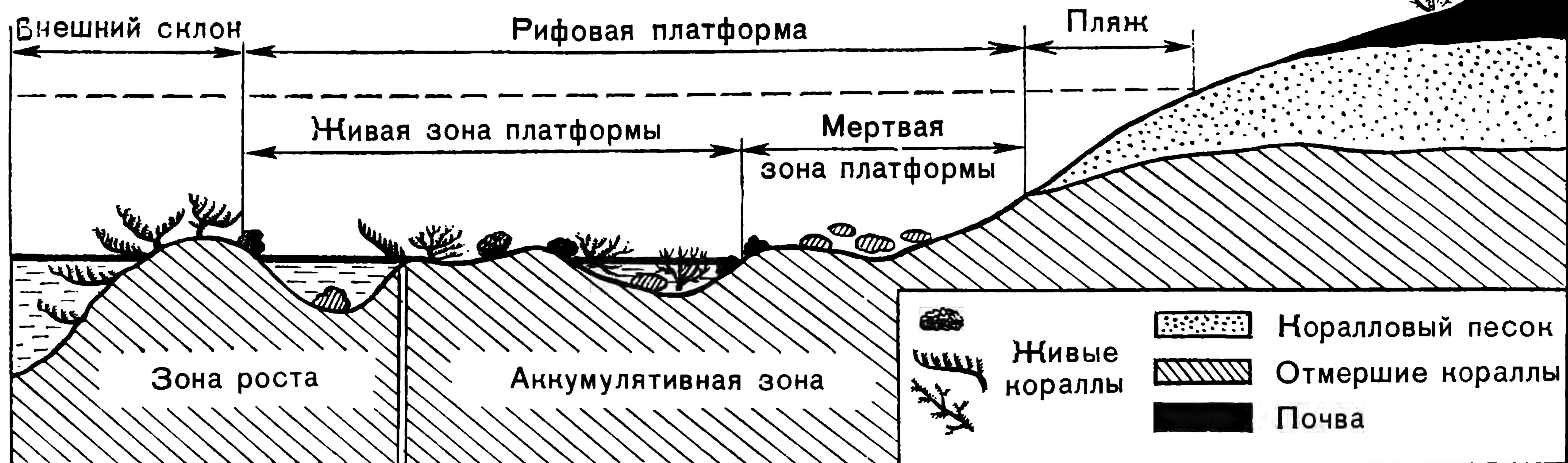


Рис. 182. Схема разреза берегового кораллового рифа.

Пунктиром показан уровень воды в прилив, жирной линией — в отлив.

рушая их известковый скелет, либо пожирая их мягкие ткани. Наконец, те немногие кораллобионты, которые, поселяясь на коралловом рифе, могут целиком уничтожить колонию, относятся к хищникам. Наиболее разнообразны на рифе комменсалы. Паразиты среди кораллобионтов довольно редки. Отметим лишь своеобразных рачков Laura из отряда *мешкогрудых* (Ascothoraciea), которые паразитируют под ценосарком и внутри гастральной полости кораллов. Примером симбионтов-мутуалистов могут служить одноклеточные водоросли, сложные взаимоотношения которых с кораллами были разобраны выше.

Разрушители скелета представлены различными точильщиками и сверлильщиками (*эхиуриды*, *сипункулиды*, *ракообразные*, *иглокожие* и др.), которые внедряются в известковую толщу колонии и разрушают ее. Особый интерес представляют некоторые двустворчатые моллюски. *Морские финики* (Lithophaga) имеют почти цилиндрическую форму. Они проделывают в полипняке трубчатые ходы, растворяя известь выделениями специальной железы. Раковина самого морского финика, также состоящая из извести, защищена от действия кислоты слоем органического вещества к о н х и о л и н а. Другие двустворчатые моллюски — *фоласы* (Pholas) протачивают коралл своей раковиной, поверхность которой покрыта многочисленными крепкими зубцами и похожа на напильник. В проделанных ими ходах часто поселяются вторичные разрушители (губки Clione), а также комменсалы. Текстовораторы используют кораллы как пищу. Прежде всего это рыбы Chaetodon, Acanthurus и др. Они откусывают кончики ветвей кораллов и поедают их вместе с сидящими на них полипами.

Хищников, которые могли бы уничтожать колонии кораллов полностью, на рифе немного. Серьезную опасность представляет лишь крупная многолучевая звезда *терновый венец* (Acanthaster planci), поедающая мягкие ткани кораллов. За звездой, ползущей по рифу, остается широкая полоса обнаженной поверхности известкового кораллового полипняка. Обычно этих звезд на рифе немного. Но в конце 60-х — начале 70-х годов в Тихом океане возникла вспышка интенсивного размножения терновых венцов, которая привела к резкому увеличению их численности. Погибли значительные участки многих коралловых рифов. Сильно пострадал знаменитый Большой Барьерный риф у берегов Австралии. Вспышка размножения звезд, однако, окончилась, и сейчас между численностью терновых венцов и кораллов восстановилось прежнее равновесие.

На колонии коралла-хозяина кораллобионты обычно распределяются строго определенным образом. Так, крабы укрываются внутри куста коралла возле основания ветвей, тогда как креветки — ближе к их вершинам. Усоногие раки сидят по периферии, а вся фауна сверлильщиков оказывается погруженной в толщу скелета. Известное значение имеет при этом и структура самой колонии. Древовидные формы с редко расположенными ветвями (некоторые виды Acropora) заселены слабее, чем кустистые с густым ветвлением (Pocillopora, Seriatopora). По-видимому, в слабо разветвленных колониях кораллобионты не получают необходимого количества пищи и хуже защищены от посягательства хищников. Наиболее богаты сожителями колонии типа Pavona (цв. табл. 31). Их листовидные выросты образуют ячейки, в которых находят надежное убежище и мелкие, и относительно крупные животные. Всего слабее заселены массивные шаровидные колонии, не образующие укрытий. Основная масса их кораллобионтов представлена лишь сверлильщиками, ходы которых нередко пронизывают весь скелет.

Приспособления кораллобионтов к жизни на рифе очень разнообразны. Многие из них имеют толстый скелет или раковину, защищающую их от ударов волн. Многие прочно держатся за риф крючковатыми конечностями, присосками, выростами, крепкими шипами или же просто прирастают к кораллам. Из крупных прикрепленных обитателей рифа нужно отметить двустворчатых моллюсков *тридакн* (Tridacna). Различные виды этого рода укрепляются на рифе по-разному. Некоторые из них прирастают к рифу посредством мощного пучка б и с с у с а — особых волокон, выделяемых специальной биссусовой железой. Раковина таких видов имеет очень толстые стенки и обычно достигает значительной величины. Живущая на рифах Индийского океана и Красного моря *гигантская тридакна* (Tridacna gigas) имеет раковину до 1,5 м длиной и массой свыше 250 кг. В спокойном состоянии створки раковины приоткрыты и наружу выступает ярко окрашенный край мантии. Тридакна непрерывно пропускает через сифоны воду и улавливает пищу — планктонные организмы. Маленькая, всего в несколько сантиметров длиной, *тридакна кроцея* (Tridacna crocea) живет в толще кораллового известняка и сообщается с внешней средой через узкую щель, из которой наружу выступают только края раковины и складки мантии. Очень любопытен брюхоногий моллюск *верметус* (Vermetus). Его раковина имеет вид длинной извитой трубки, приросшей к поверхности кораллов. Иногда колония обрастает вокруг всю раковину и наружу выступают только края устья. Верметус улавливает добычу, выделяя вокруг себя большое количество слизи. Время от времени моллюск поедает эту слизь вместе с прилипшими к ней мелкими организмами.

Подвижные моллюски, живущие на прибойной части рифа, имеют обычно крупные размеры и толстую раковину. Они прочно присасываются к поверхности рифа, а их тело даже при движении

полностью покрыто раковиной, из-под которой выдаются лишь кончики щупалец. Если прибойная волна все же оторвет такого моллюска от рифа, он или глубоко втягивает мягкие ткани внутрь (так ведет себя *пятнистый трохус* — Trochus maculatus), или же закрывает вход в устье толстой сферической известковой крышечкой до 200 г массой (*мраморный турбо* — Turbo marmoratus). В самых прибойных местах рифа живет очень интересный морской еж *гетероцентротус* (Heterocentrotus mammilatus). Его тело имеет овальную форму, позволяющую ежу забираться в довольно узкие щели и небольшие полости рифа. Часть игл на спине животного сильно утолщена и служит для удержания тела в расщелинах. Основания игл снабжены мощной мускулатурой, позволяющей ежу прочно упираться в стенки своего убежища. Здесь же между ветвями и вдоль щелей медленно ползают округлые коротконогие крабы *калаппа* (Calappa) и *атергатис* (Atergatis). Имеется много других крабов, моллюсков, иглокожих, обладающих толстыми защитными скелетными образованиями.

Другой способ защиты от разрушительного действия волн заключается в том, что тело приобретает предельную гибкость, оно изгибается и бьется вместе с волной, благодаря чему сохраняется его целостность. Таковы поселяющиеся на прибойных рифах иглокожие животные *морские лилии*. Маленькое тело их прикреплено к рифу при помощи ц и р р — корневидных выростов нижней стороны тела, а длинные «руки» этого животного, имеющие членистое строение, свободно извиваются вместе с движущейся водой.

Все обитатели кораллового рифа ярко и пестро окрашены; это надежно скрывает их на разноцветном фоне кораллов.

Особой яркости достигают коралловые рыбки. Эти быстрые рыбки поодиночке и стайками бродят между кораллами, отщипывая полипов, которыми питаются. Некоторые из них обладают мощными челюстями, позволяющими им отгрызать и измельчать куски коралла. Если под водой разбить на мелкие куски колонию ветвистого коралла, то вскоре вокруг обломков собирается много рыбок, от крошечных до крупных, в 20—30 см длиной. Все они набрасываются на обломки коралла и быстро растаскивают их в разные стороны. Большинство коралловых рыбок очень пугливы, они постоянно живут среди неподвижных кораллов, и всякий шевелящийся предмет заставляет их искать убежище в зарослях. Окраска, как и форма, коралловых рыбок чрезвычайно разнообразна: здесь есть и красные, и зеленые, и голубые, и желтые, и черные. Почти все они имеют яркие пятна или полосы. В коралловых лесах укрываются хищные мурены, иногда достигающие 3 м в длину. Змеевидное тело мурены скрыто в щели или под нависающим кораллом, наружу выставлена маленькая голова с приоткрытым ртом, усаженным острыми как бритва зубами. Заметив добычу, мурена покидает засаду и стремительно нападает на свою жертву. В глубине пасти мурены имеются ядовитые зубы; попадание яда в кровь ускоряет гибель животного.

Совсем иначе выглядят коралловые поселения в бухтах и лагунах, защищенных от действия прибоя. В таких местах кораллы не образуют сплошного монолита, они растут отдельными деревьями, кустами или лежат на дне, не прикрепившись к нему. Отсутствие волн способствует развитию нежных ветвистых колоний. Интересно отметить, что одни и те же виды при поселении на прибойной части рифа и в лагуне образуют колонии различной формы. Широко распространенная на всех коралловых островах поциллопора *оленьи рога* (Pocillopora damicornis) в прибойной зоне образует приземистые колонии с короткими густыми толстыми веточками, а при поселении в лагунах — редковетвистые колонии с тонкими длинными ветвями. Изменяется и цвет кораллов. Лагунные формы всегда окрашены менее интенсивно, здесь преобладают желтоватые, бурые и грязно-зеленые тона. Виды, которые на прибойном рифе имеют интенсивный красный цвет, в лагунах окрашены в розовато-желтый.

Многие виды кораллов, обитающие на прибойном рифе, никогда не встречаются в лагунах; зато здесь имеются свои лагунные виды, которые могут жить только в спокойной воде. Очень своеобразны полушаровидные колонии *эуфиллий* (Euphyllia), иногда достигающие 1 м в диаметре. Каждая такая колония состоит из тесно расположенных ветвей — секторов, отходящих от центра полушария. Основания ветвей старых колоний разрушаются, после чего ветви теряют связь между собой. Большинство ветвистых колоний *акропоры* (Acropora), *стилофоры* (Stylophora) и других кораллов имеют длинные корневидные выросты, которые внедряются в ил, благодаря чему колония удерживается на месте. Веточки этих видов тонкие, чрезвычайно ломкие. Даже слабые волны обламывают кончики таких ветвей, однако поврежденные участки колонии быстро зарастают. В лагунах поселяются ячеистые колонии *павон* (Pavona), а также одиночные (не образующие колоний) грибовидные *фунгии* (Fungia). Молодые фунгии снабжены ножкой, на которой растет тело коралла. Оно похоже на шляпку сыроежки, обращенную пластинками вверх. Когда тело фунгии достигает в диаметре 2—3 см, ножка обламывается и коралл падает на дно, где продолжает расти. На ножке тем временем развивается новый коралл. Некоторые экземпляры достигают 10 см в диаметре, а вытянутая в длину *колючая фунгия* (Fungia echinata) вырастает до 30—35 см. Цвет фунгий обычно охристый или нежно-желтый, некоторые виды имеют розовый край.

Население лагунного рифа отличается своеобразием, здесь обитает много животных со слаборазвитым скелетом, с длинными ломкими придатками, а также мягкие, бесскелетные организмы. Встречается много плавающих и вообще быстро двигающихся животных. Живущие в лагунах крабы проворно плавают, их задние конечности уплощены и служат веслами. Плавают также и некоторые моллюски. Небольшой двустворчатый моллюск *лима* (Lima) передвигается, быстро хлопая створками, широкая мантия и длинные щупальца придают плавающей лиме внешнее сходство с медузой. Другой двустворчатый моллюск — *гребешок* (Chlamys), набрав воды в мантийную полость, выбрасывает ее резким толчком, при этом моллюск силой обратного толчка делает большой скачок. Многие моллюски, например *молоточек* (Malleus) и *кренатула* (Crenatula), подвешиваются на ветвистые колонии при помощи биссуса. На дне лагун попадаются *жемчужницы* (Pinctada), в илистом грунте живет большое количество различных закапывающихся двустворок. Среди них наиболее интересна *пинна* (Pinna), иногда достигающая 40 см длины. Раковина пинны имеет форму копья с узким передним и расширенным задним краями и почти целиком погружена в ил. Ее передний конец часто прикреплен к обломку коралла нитями биссуса. Наружу выступает лишь задний край раковины. Брюхоногих моллюсков в лагунах обычно мало, однако нельзя не отметить попадающихся здесь различных *ципрей* (Cyprea), имеющих красивую глянцевую раковину. В ячейках, образованных колониями кораллов *павона* (Pavona), укрываются маленькие осьминоги.

В лагунах живет много разнообразных иглокожих — *голотурий*, *морских ежей* и *звезд*. Лагунные *морские ежи* имеют тонкий ломкий панцирь. Встречаются также мягкие ежи, например *токсопнеустес* (Toxopneustes). Этот еж, достигающий величины кокосового ореха, сильно ядовит. «Укус» щипчиков, во множестве сидящих на теле ежа, вызывает сильнейшую боль и продолжительное сердцебиение. Ядовиты и ежи *диадемы* (Diadema setosum). Величина тела такого ежа достигает размеров антоновского яблока, со всех сторон он покрыт почти полуметровыми тонкими иглами. Эти черные ежи сотнями и тысячами лежат на прогалинах между кораллами. Случайный укол их иглы также причиняет сильную боль, вызываемую попаданием в ранку ядовитой слизи. В бухтах массами живут безвредные короткоиглые морские ежи *трипнеустесы* (Tripneustes), окраска которых подвержена значительной индивидуальной изменчивости. Встречаются и белые экземпляры, и особи с красным или оранжевым звездообразным рисунком. Лагунные морские звезды обычно достигают величины в размахе лучей 20—30 см. Они медленно ползают между кораллами, поедая моллюсков и других обитателей лагуны. Наиболее характерны для лагунного рифа неуклюжие *кульциты* (Culcita), похожие по форме, величине и цвету на круглый хлеб. Очень обычны серо-зеленые с розовыми шипами звезды *ореастеры* (Oreaster) и коричневые, также шиповатые *протореастеры* (Protoreaster).

Знакомство с жизнью на коралловом рифе невольно заставляет задуматься о том, как могло возникнуть столь сложное сообщество. Совершенно очевидно, что каждый коралловый риф, как и всякий другой биоценоз, когда-то возник, развивался, проходил в своей эволюции определенные стадии. Представить себе ход этой эволюции очень трудно, и поэтому так важно было бы проследить развитие конкретного рифа. Это могло бы послужить ключом к пониманию эволюции коралловых биоценозов вообще. Однако осуществить такое наблюдение чрезвычайно трудно. Для этого нужно найти риф, погибший в результате стихийного бедствия, и проследить ход его восстановления. Изучение же рифов, погибших в результате деятельности человека, не может дать правильных представлений о развитии биоценоза, потому что гибель рифа в таком случае всегда связана с глубокими нарушениями условий окружающей среды.

За последние годы появились сведения о развитии разрушенных коралловых биоценозов, но в большинстве случаев наблюдения были отрывочны и часто касались лишь поздних стадий восстановления рифа. К числу довольно полных относятся наблюдения, проводившиеся на советских научно-исследовательских судах «Дмитрий Менделеев» и «Витязь», трижды посетивших разрушенный риф в районе Маданга на острове Новая Гвинея. Исследователи попали туда примерно через 8 месяцев после сильного землетрясения, по сути дела полностью уничтожившего риф. Вся площадь рифовой отмели представляла собой хаотическое нагромождение обломков разбитых мертвых кораллов. Жизнь еще только начинала возрождаться. На глубине 1—2 м были обильны водоросли, появились корковидные колонии губок, а глубже 2 м — воронковидные губки и мягкие кораллы рода *саркофитон*. На обломках кое-где уже начали расти крошечные (2—7 см в диаметре) молодые колонии гидрокораллов Millepora и нескольких видов мадрепорарий. На отмели ползали морские звезды, раки-отшельники, моллюски. Были здесь также голотурии и морские лилии.

Следующее посещение рифа (четыре года спустя) показало значительные изменения. Обломки кораллов оказались сцементированными в сплошную известковую массу. Резко уменьшилось количество водорослей. Заметное преобладание получили *мягкие кораллы* (Sarcophyton, Alcyonium и др.). Мадрепоровые кораллы стали многочисленны и увеличились в размерах — отдельные колонии акропор (Acropora symmetrica) достигли 0,5 м в диаметре. Общее число видов мадрепорарий перева-

лило за 30. Изменилась и свободноживущая фауна. Раки-отшельники исчезли, видовой состав моллюсков сменился почти полностью. Появились морские ежи, увеличились в числе морские звезды и лилии. Наиболее сильное развитие мадрепорарий оказалось приуроченным к глубине 3—7 м.

Еще через два года уже трудно было заметить следы разрушений. Иными словами, за шесть с лишним лет риф восстановился почти полностью. Мадрепоровые кораллы — их насчитывалось уже 45 видов — заняли в биоценозе главенствующее положение. Отдельные колонии акропор достигали 70 см в диаметре. Мягкие кораллы и губки отошли на второй план, водоросли исчезли.

На основании этих и других имеющихся наблюдений можно сделать некоторые общие заключения. По-видимому, в становлении кораллового биоценоза намечаются три главных этапа. На первом из них руководящую роль в сообществе играют водоросли и губки, на втором — мягкие кораллы, и только после этого на первое место выходят мадрепоровые и другие кораллы с твердым известковым скелетом. Таким образом, на развивающемся рифе происходят сложные процессы, которые заключаются, с одной стороны, в росте отдельных колоний, с другой — в смене одних форм донных организмов другими.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОРАЛЛОВ

Для населения тропических стран коралловые рифы имеют чрезвычайно важное значение. Все обширное пространство, занятое ими, — огромная природная фабрика извести. Изо дня в день, из года в год крошечные полипы мадрепоровых кораллов, а также другие морские животные извлекают известь из морской воды и откладывают ее в своем теле в виде скелета. Высокая температура воды в поверхностных слоях тропических морей способствует образованию массивного известкового скелета. Встречаются шаровидные колонии мозговиков до 3—6 м, а Porites образуют колонии диаметром 8—9 м. В отличие от холодных вод, в тропической зоне моря известковый скелет отмерших организмов не подвергается разрушению. Мадрепоровые кораллы — очень древние животные, и на местах их поселения из скелетов отмерших колоний за миллионы лет образовались огромные отложения извести, которые и в настоящее время продолжают увеличиваться. Благодаря тому что рифообразующие кораллы поселяются по берегам островов, либо сами образуют острова, эта известь легко доступна для разработки, а запасы ее практически неограниченны, хотя и располагаются пятнами на местах, где были прежде или есть сейчас коралловые рифы.

Скелет мадрепоровых кораллов имеет довольно широкое хозяйственное применение. Во многих приморских тропических странах его используют как хороший строительный материал для постройки молов, набережных, дамб, пристаней, мощения улиц и т. п. Обработка строительного материала весьма несложная: края шаровидных колоний обкалывают, придавая им форму куба или бруса. Такие грубо обработанные брусья укладывают прямой либо косой кладкой (цв. табл. 42). С наружной, обычно необработанной поверхности мостовой или стены хорошо различима структура колоний, часто позволяющая судить о родовой и даже видовой принадлежности коралла. В большинстве случаев отдельные брусья в кладке ничем не связаны и стена удерживается вследствие плотного прилегания их шероховатых поверхностей. Однако для придания постройке большей прочности глыбы коралла иногда скрепляют раствором коралловой извести. Свежие и недавно отмершие кораллы никогда не употребляются для постройки зданий. Причина этого заключается в значительной пористости материала, подверженного разрушению на воздухе и в результате воздействия пресной дождевой воды. Для наземных построек успешно применяют известняк, образовавшийся из отмерших кораллов. Изготовленные из этого материала плитки, почти лишенные следов структуры колоний, укладывают друг на друга подобно кирпичам и связывают известковым раствором. Стена, сложенная из таких плиток, имеет приятную для глаза поверхность и не требует отделочных работ.

Очень велика ценность мадрепоровых кораллов как сырья для получения извести. Химический состав кораллового известняка очень выгоден для обжига. В высушенных мадрепоровых кораллах карбонат кальция составляет 90—97%, соединения фосфора и кремния содержатся в очень небольшом количестве (0,3—2,6%). Вероятно, мадрепоровые кораллы обжигались на известь с древнейших времен, и во многих местах сохранились очень примитивные методы.

Готовую известь используют в строительном деле для приготовления связывающих растворов и штукатурных работ. Качество ее очень высокое. Готовый продукт имеет вид чисто-белого, жирного на ощупь порошка, состоящего почти из одного оксида кальция.

Как видно из сказанного, мадрепоровые кораллы используют главным образом для получения строительных материалов, однако этим применение скелета кораллов не ограничивается. Скелет мадрепоровых кораллов употребляют иногда для заполнения водопроводных фильтров, для полировки и шлифовки деревянных и металлических изделий.

Некоторые мадрепоровые кораллы благодаря красивой форме их колоний употребляют для устройства искусственных скал и гротов в садах, парках и аквариумах, а также как комнатные украшения.

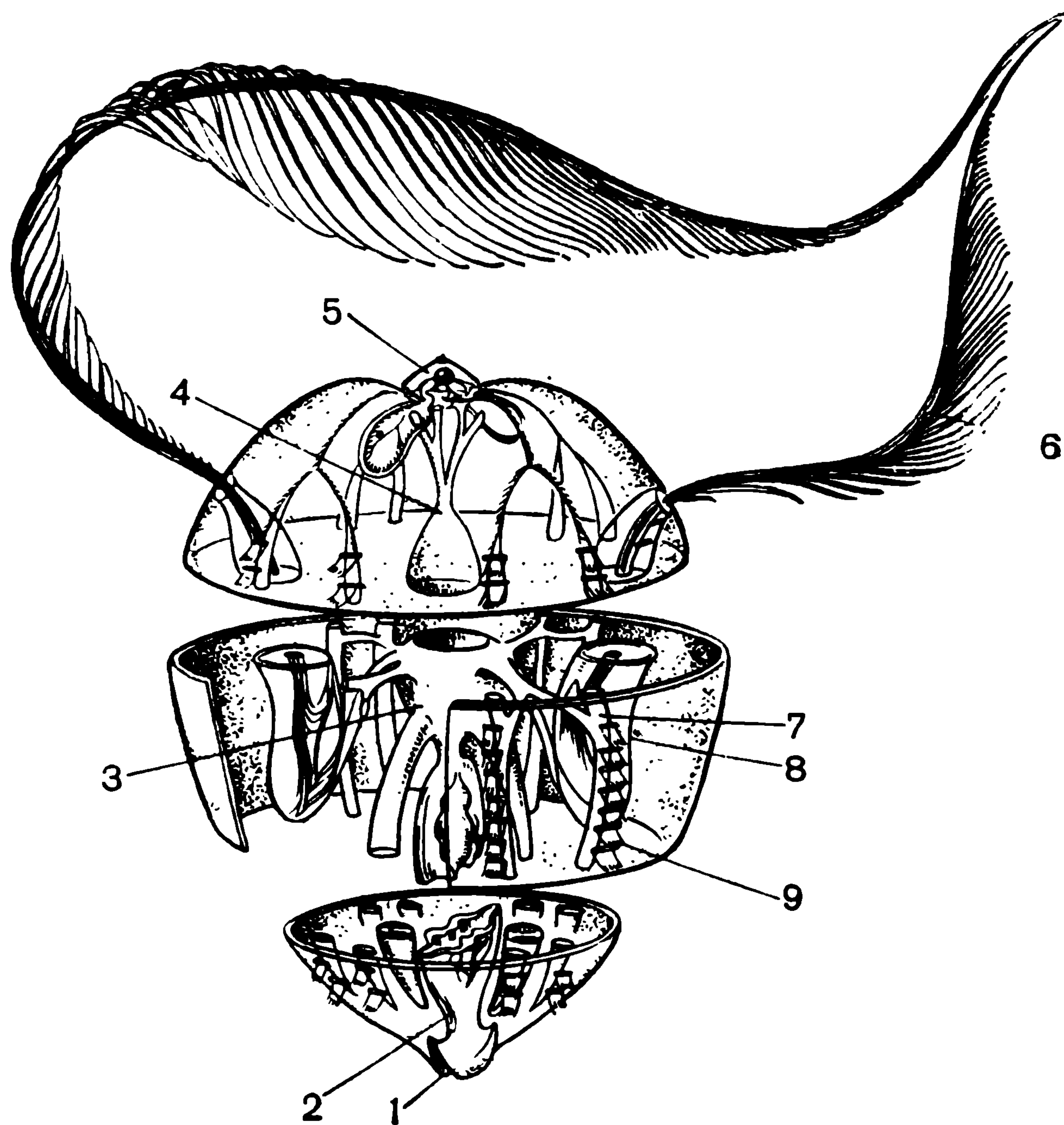
ТИП ГРЕБНЕВИКИ

(CTENOPHORA)

С палубы ледокола в высоких арктических широтах в разводьях между льдинами нередко можно заметить многочисленные прозрачные живые организмы, отдаленно напоминающие электрическую лампочку с двумя длинными ярко-красными перистыми «усами»-щупальцами. В сумерках можно наблюдать, как, потревоженные, они испускают импульсы ярко-голубого свечения. Это — *мертензия* (Mertensia ovum), *гребневик*, нередко образующий значительные скопления подо льдом Северного Ледовитого океана. Свое название мертензия получила в честь голландского судового врача доктора Мертенса, который первым дал научное описание гребневика. В своей книге о животных, населяющих океан вблизи Шпицбергена, этот ученый еще в 1671 г. привел описание и рисунок мертензии, назвав ее «усатым корабликом», и другого, не менее широко распространенного гребневика *берое* (Beroe cucumis), которого он назвал «студенистой рыбой» (цв. табл. 43, 44).

Рис. 183. Схема строения гребневика:

1 — рот; *2* — глотка; *3* — желудок; *4* — аборальный гастральный канал; *5* — аборальный орган; *6* — щупальце; *7* — меридиональный гастральный канал; *8* — карман щупальца; *9* — ряд гребных пластинок.



Правда, первые упоминания о берое можно найти еще у Аристотеля (V—IV вв. до н. э.), но Аристотель смешивал гребневиков с голотуриями, относящимися к совершенно другому типу животных — к иглокожим. Будучи помещен в род Volvox, берое фигурировал и в «Системе природы» Линнея. Выделил же гребневиков в отдельную группу и присвоил им название Ctenophora (от греч. «гребешок») в 1829 г. немецкий зоолог Эшшольц. Впрочем, основываясь на чисто внешнем сходстве, он отнес их к одному из классов медуз. Позднее, в 1849 г., Лейкарт «возвысил» гребневиков до подтипа *нестрекающих* (Acnidaria) в типе кишечнополостных (Coelenterata), и только в 1888 г. Гатчек, учитывая большое своеобразие этих животных, выделил их в отдельный тип.

Из исследований, внесших наибольший вклад в понимание анатомии, эмбриологии, биологии и филогении гребневиков, следует назвать работы Р. Гертвига, К. Хуна, А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, А. Коротнева, К. Н. Давыдова, Т. Мортенсена, Т. Комаи. Наиболее подробная сводка о гребневиках, принадлежащая Т. Крумбаху, приведена в немецком руководстве по зоологии 1925 г. Тем не менее и сейчас эта группа животных остается еще слабо изученной. Особенно это касается образа жизни, поведения и физиологии гребневиков.

Строение. В типичном случае т е л о плавающего гребневика округлой или мешковидной формы, на одном полюсе тела помещается рот, а на другом, противоположном,— особый, так называемый а б о р а л ь н ы й о р г а н, или с т а т о ц и с т (рис. 183). Если соединить полюса тела гребневика осью, то окажется, что все органы животного располагаются вокруг этой оси по радиусам, т. е. гребневики, как и кишечнополостные, животные радиально-симметричные (рис. 183). Для гребневиков характерно сочетание двух,- четырех- и восьмилучевой симметрии. Благодаря наличию двух щупалец двулучевая симметрия в организации гребневиков преобладает.

По поверхности тела гребневика в меридиональном направлении проходит восемь г р е б н ы х р я д о в, которые состоят из гребных пластинок, расположенных поперек длинной оси ряда. Каждая пластинка расщеплена по наружному краю и имеет вид гребня, за что гребневики и получили свое название. Гребные пластинки, в свою очередь, состоят из слипшихся между собой круп-

ных ресничек эпителия. Это самые крупные (до нескольких миллиметров в длину) реснички, встречающиеся в животном царстве. Гребные пластинки сильно преломляют свет, благодаря чему при их биении вдоль гребных рядов пробегают радужные переливы. В отличие от ресничек подавляющего большинства животных, в ресничках гребных пластинок гребневиков по продольной оси помимо двух микротрубочек проходит еще и непарный тяж, т. е. такая ресничка устроена по формуле 9 + 3 (рис. 184).

Аборальные (т. е. противоположные рту) концы гребных рядов утончаются и переходят в особые ресничные бороздки. Вблизи от аборального органа бороздки попарно сливаются и подходят к нему в числе четырех. Снаружи аборальный орган прикрыт коническим прозрачным шатром из слипшихся длинных ресничек. Упомянутые ресничные бороздки проходят внутрь аборального органа через поры в основании этого шатра. Здесь они подходят к основаниям четырех крестообразно расположенных эластичных дужек, которые образованы слипшимися между собой длинными жгутиками и составляют основу аборального органа (рис. 185). На дужках подвешен статолит — шарик, состоящий из известковых зерен. Под статолитом стенка тела образует впячивание, причем эктодерма здесь утолщена в виде подушечки.

Вместе с аборальным органом и ресничными бороздками гребные ряды составляют особую двигательную систему, обладающую чувствительностью и активностью. Висящий на дужках статолит аборального органа непрерывно колеблется, его движения через дужки и мерцательные бороздки передаются рядам гребных пластинок, вызывая в них волну биения. Эта волна распространяется от аборального органа к ротовому концу тела. Гребные пластинки бьют по воде и, действуя наподобие весел, медленно продвигают животное ротовым концом вперед. Таким образом, двигательная система гребневиков функционирует в значительной степени независимо от деятельности нервной системы. Аборальный же орган не представляет собой нервного центра, как это считалось еще сравнительно недавно. Контроль нервной системы над двигательной сводится в основном к реакции остановки ресничек при «испуге».

Большинство видов гребневиков имеют щупальца. Их всегда два и расположены они по бокам тела, причем могут втягиваться в специальные щупальцевые карманы. Щупальца способны далеко втягиваться и нередко превышают длину животного во много раз От одной из сторон щупальца обычно отходят многочисленные ответвления, поверхность которых, как и самого щупальца, покрыта многочисленными клейкими клетками (рис. 186). Эти клетки столь же характерны для гребневиков, как стрекательные клетки для кишечнополостных. Под микроскопом такая клетка

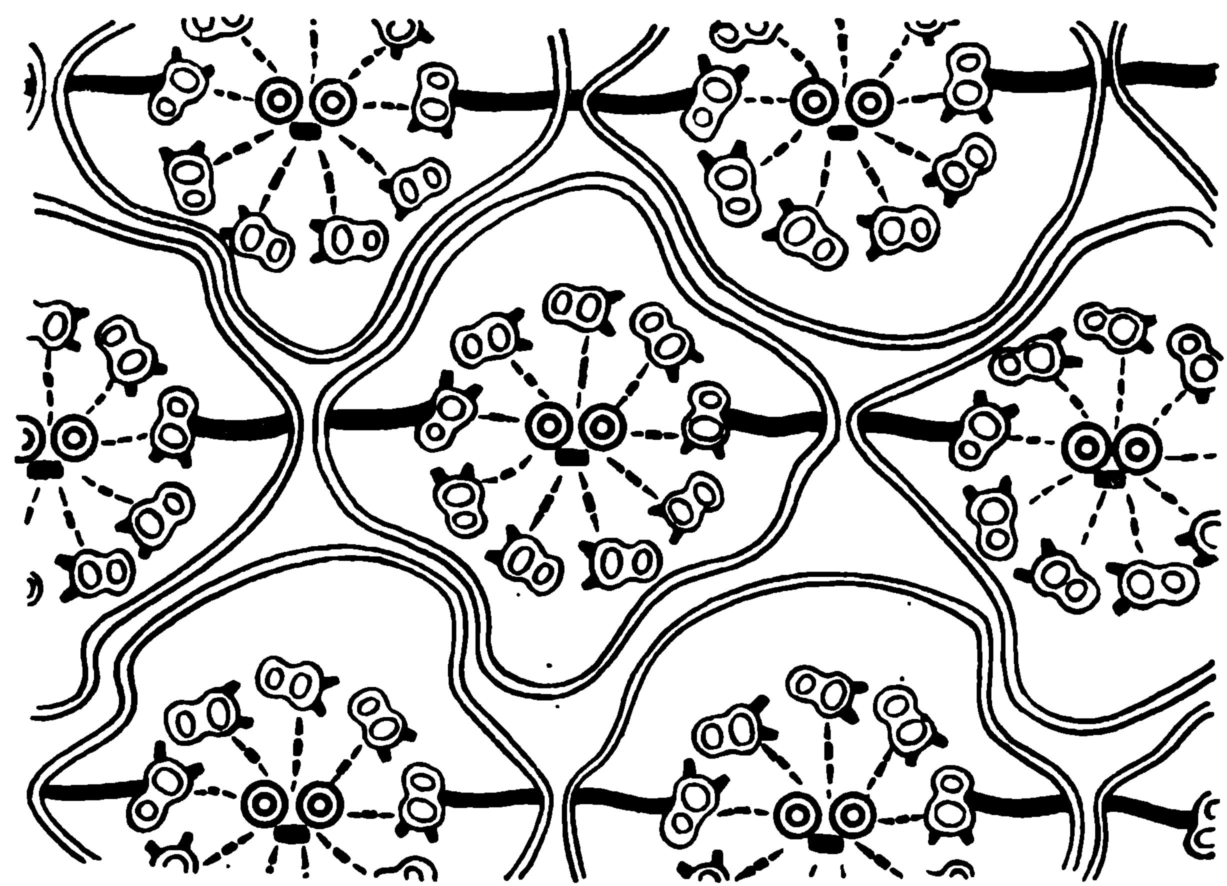


Рис. 184. Поперечный срез гребной пластинки.

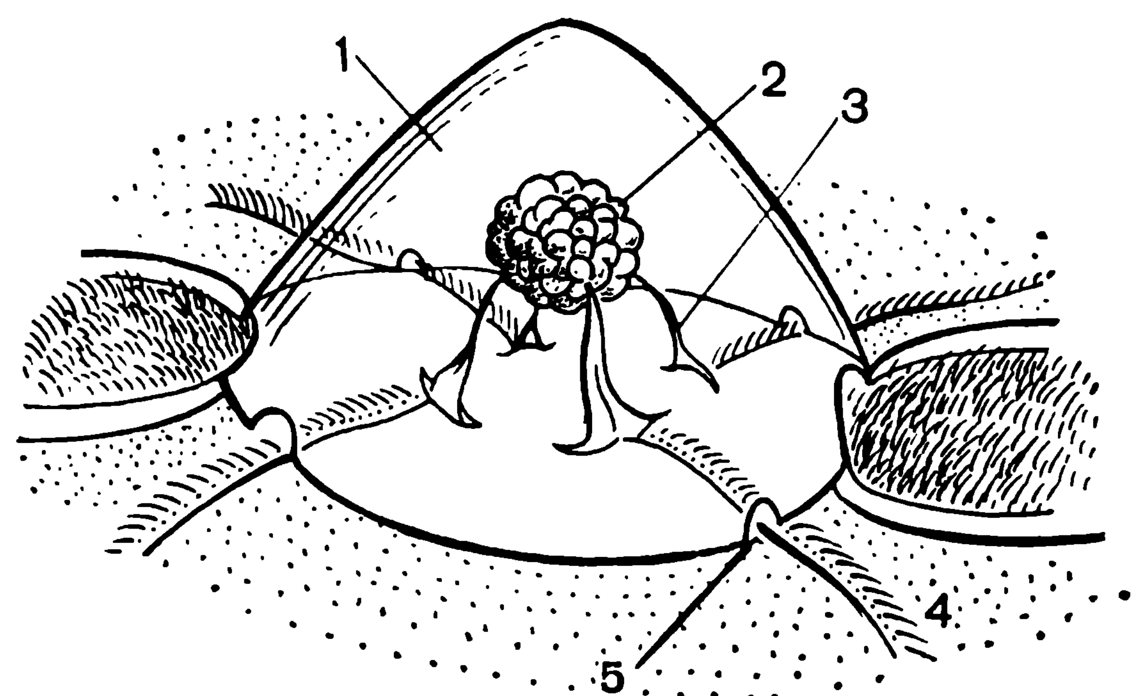
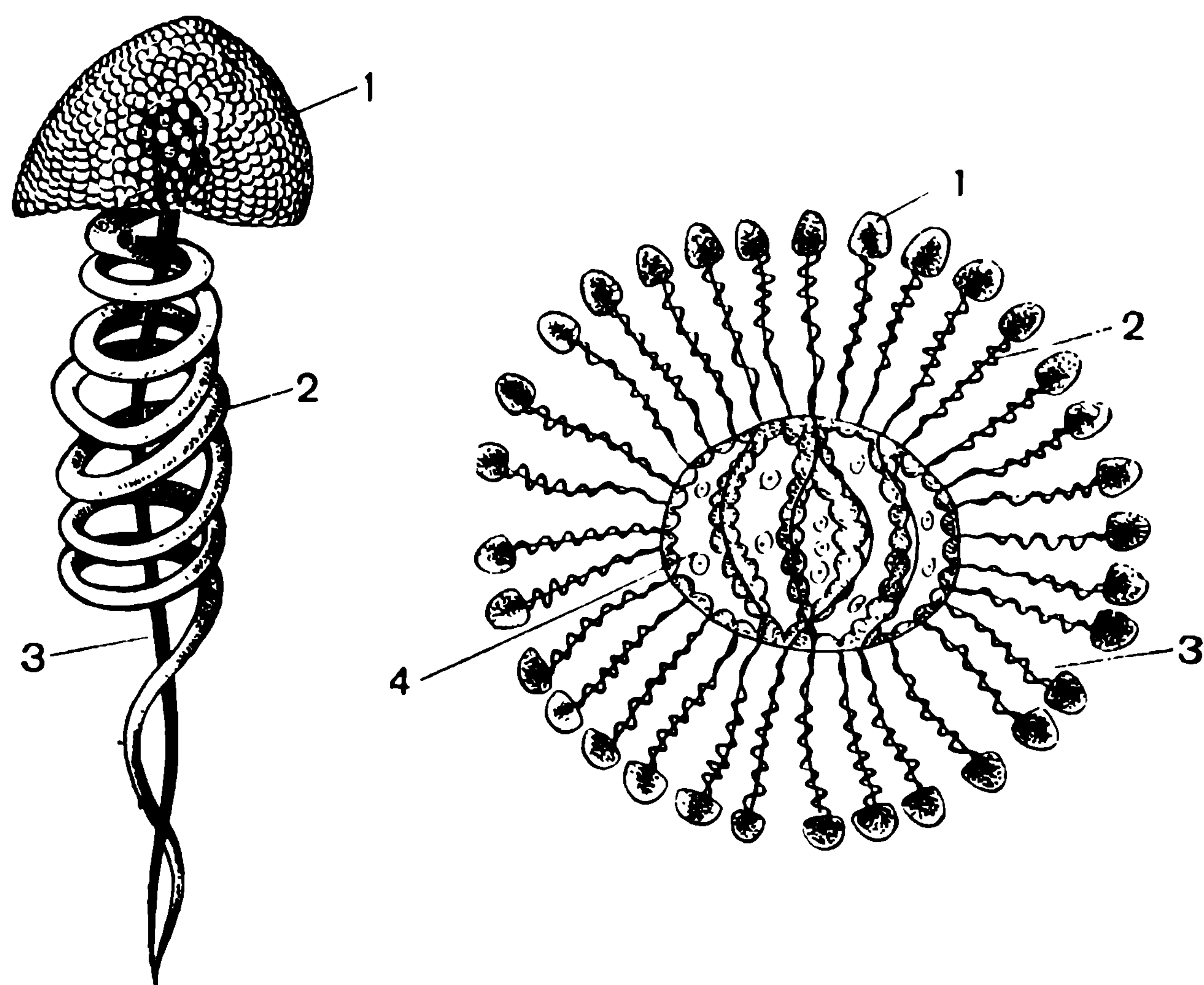


Рис. 185. Схема строения аборального органа (сбоку):
1 — ресничный купол (шатер); *2* — статолит; *3* — пружинящие дужки; *4* — мерцательные бороздки; *5* — поры купола.

Рис. 186. Строение клейкой клетки гребневика (*слева*) и поперечный срез щупальца (*справа*):
1 — клейкая клетка головки; *2* — спиральный тяж; *3* — прямой тяж; *4* — мышечный цилиндр щупальца.



снаружи напоминает ягоду малины. От основания этой «ягоды» внутрь щупальца отходит спирально закрученная нить, а внутри ее оборотов — прямой тяж. Оба тяжа —прямой и спиральный — заякорены в осевом мышечном цилиндре щупальца. Спиральный тяж представляет собой видоизмененный жгут клейкой клетки, а прямой — ее видоизмененное клеточное ядро. Мелкие морские организмы при соприкосновении со щупальцами оказываются приклеенными к ягодообразным полушариям. Если добыча пытается вырваться, то эластичные тяжи клейких клеток пружинят и смягчают рывки пойманного животного. Подобным образом рыбак посредством эластичного удилища удерживает на тонкой леске крупную рыбу. Добыча (чаще всего это планктонные веслоногие рачки) щупальцами подтягивается к краям рта и поедается.

Рот ведет в обширную глотку. В отличие от других животных, именно здесь у гребневиков главным образом переваривается пища. Глотка открывается в желудок, а от него отходят каналы гастроваскулярной системы. Один канал (аборальный) продолжается в сторону, противоположную рту, и здесь разделяется на четыре коротких канальца. Два из них заканчиваются слепо, а два открываются наружу порами по бокам аборального органа. В стороны от желудка отходят два канала, которые вскоре дважды разветвляются, благодаря чему к периферии подходят уже восемь радиальных каналов. Каждый из них впадает в соответствующий меридиональный канал. Меридиональные каналы гастроваскулярной системы проходят непосредственно под гребными рядами, обеспечивая их работу поступлением питательных веществ. Среди клеток меридиональных каналов описаны фотоциты — клетки, содержащие особые светящиеся белки. Именно благодаря наличию фотоцитов гребневики, будучи потревожены, испускают яркие сине-зеленые вспышки света, играющие роль своего рода сигнала тревоги. Уловив вспышку своего собрата, гребневики отвечают ему тем же и уходят в глубину. К щупальцам подходят особые гастральные каналы. В зависимости от изменения формы тела и развития тех или иных структур описанный тип гастроваскулярной системы может претерпевать значительные изменения благодаря развитию дополнительных каналов, ответвлений, перемычек и т. д.

Нервная система гребневиков очень примитивна, она состоит из подкожного нервного сплетения, имеющего вид сети, которая образует незначительные сгущения вдоль гребных рядов и вокруг рта.

Как уже отмечалось, гребневики реагируют на свет. У *берое* это, в частности, проявляется в изменении на свету окраски от молочно-белой до розово-фиолетовой благодаря растяжению особых красящих клеток — хроматофоров в его покровах.

У гребневиков обычно сильно развит промежуточный слой тела — мезоглея. Нередко она отличается кристальной прозрачностью, делая гребневика почти невидимым в толще воды. У некоторых гребневиков она очень нежна и тело легко повреждается. Однако некоторые глубоководные гребневики отличаются очень плотной, почти хрящевидной консистенцией мезоглеи. Мышечная система гребневиков хорошо развита, особенно у ползающих форм, у лентовидных гребневиков, плавающих вследствие змееобразных движений тела, и у форм, активно охотящихся на крупную добычу (такие гребневики обычно щупальцев не имеют).

Размножение. Весь жизненный цикл гребневиков, для которого характерно полное отсутствие чередования поколений, свойственного кишечнополостным, протекает в толще воды. Часть гребневиков во взрослом состоянии переходит к ползающему и даже к сидячему образу жизни, сохраняя лишь пелагическую личинку. Только у одного вида личинка не свободноплавающая, а паразитическая.

В подавляющем большинстве случаев гребневики размножаются половым путем, причем у одного животного образуются и яйца, и сперматозоиды. Половые железы располагаются вдоль меридиональных каналов, причем с одной стороны канала лежат семенники, а с другой — яичники. Таким образом, ктенофора имеет восемь мужских и восемь женских половых желез, не связанных друг с другом. Половые продукты выводятся в окружающую среду через рот, через разрывы стенки тела или через специальные протоки. Такие крупные гребневики, как *болинопсис* (Bolinopsis infundibulum) и *берое* (Beroe cucumis), длиной 12—20 см, за один раз выметывают от 1500 до 3 тыс. яиц, заключенных в слизистые шнуры. Возможно самооплодотворение. Развитие обычно происходит в воде, хотя у ползающих гребневиков встречаются различные формы заботы о потомстве — от приклеивания яиц к подошве до развития зародышей в специальных выводковых камерах, образующихся в теле материнской особи. Что же касается плавающих гребневиков, то для них описано очень интересное явление, называемое диссогонией. Это не что иное, как неотения, или личиночное размножение, известное и в других группах животного царства. Личинка, сама недавно вышедшая из яйца, нередко начинает продуцировать яйца, отличающиеся мелкими размерами. Они нормально развиваются и из них выходят миниатюрные личинки, которые быстро растут и превращаются во взрослых ктенофор. Личинки «родительского» поколения тоже быстро растут, но гонады у них сначала рассасываются, а потом, уже во

взрослом состоянии, образуются вновь. Все это способствует лавинообразному нарастанию численности гребневиков в период их массового размножения.

В процессе дробления яйца гребневика образуются клетки неодинаковой величины. На одном полюсе образуется большое число быстро делящихся мелких клеток, которые впоследствии образуют эктодерму, на другом полюсе клетки крупнее и делятся более медленно. Крупные клетки отделяют от себя мелкие, а потом впячиваются внутрь и дают энтодерму. Важно отметить, что перед этим они отделяют 16 мелких клеток, которые попадают в пространство между экто- и энтодермой. Из них впоследствии формируется мускулатура. Мелкие клетки представляют собой зачаток третьего зародышевого слоя — мезодермы. Это отличает гребневиков от кишечнополостных и сближает их с вышестоящими группами трехслойных животных.

Краткая характеристика наиболее типичных представителей типа гребневиков. В настоящее время известно около 120 видов гребневиков. Самый маленький из них — *голубой тинерфе* (Tinerfe cyanea), длина его всего 2—3 мм (без щупалец, которые могут вытягиваться очень значительно). Самый крупный — *венерин пояс* (Cestum veneris) может достигать 2,5 м в длину. Гребневики населяют все моря Мирового океана вплоть до абиссальных глубин. В тропических морях их видовое разнообразие выше, зато в полярных районах они нередко образуют крупные скопления. Все гребневики, кроме детритоядных сидячих форм,— хищники. Описаны также случаи личиночного паразитизма.

Тип гребневики (Ctenophora) включает в себя единственный класс того же названия. Ранее гребневиков разделяли на щупальценосных и бесщупальцевых. Однако в пределах типа можно наблюдать у самых разных гребневиков все стадии редукции щупалец вплоть до полного их исчезновения. Обычно полная утрата щупалец связана с переходом к активной ловле крупной добычи. Поэтому более обоснованным представляется деление класса гребневиков на два подкласса по признаку наличия или отсутствия у них особой системы перемычек — а н а с т о м о з о в между гастральными каналами, расположенной вблизи ротового конца тела. Отсутствует эта система лишь в двух отрядах: *цидипповых* (Cydippida, рис. 187) и *ползающих* (Platyctenida, рис. 188). Эти отряды объединяются в подкласс *слепоканальных* (Typhlocoela). Остальные гребневики, у которых ротовые концы гастральных каналов анастомозируют определенным образом, относятся к подклассу *петлеканальных* (Cyclocoela). Сюда относятся следующие основные отряды: *морские огурцы* (Beroida), *лентообразные гребневики* (Cestida), *лопастеносные гребневики* (Lobiferida,

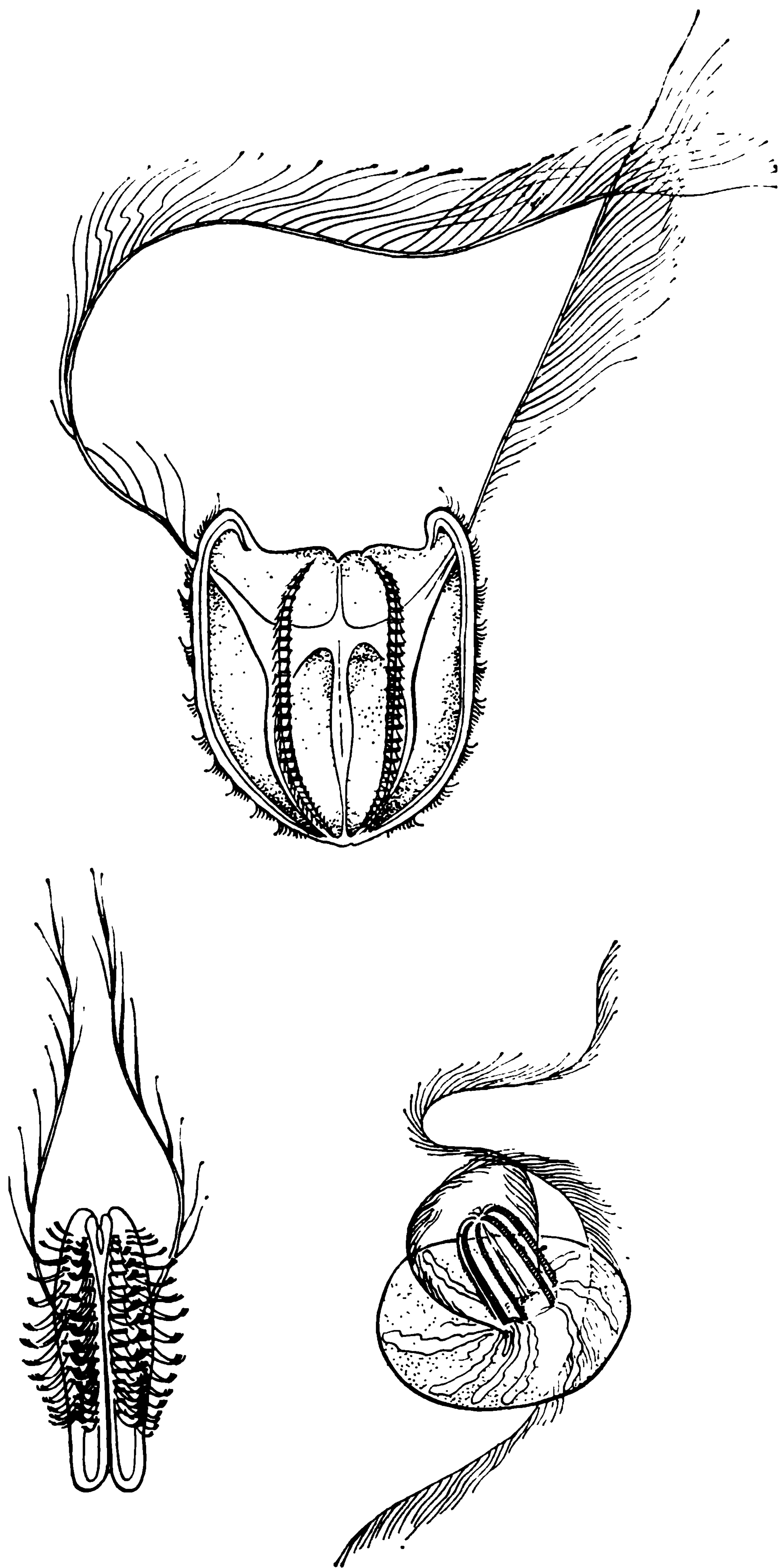


Рис. 187. Цидипповые гребневики (Cydippidae):
вверху — мертензия яйцеобразная (Mertensia ovum); *внизу слева* — голубой тинерфе (Tinerfe cyanea); *внизу справа* — лампетия панцирная (Lampetia pancerini).

рис. 189) и *талассоколициды*, или *морские колпаки* (Thalassocolycida).

Наиболее древний отряд ктенофор — *цидипповые* (Cydippida). Недаром все прочие гребневики в развитии проходят стадию, соответствующую по устройству взрослому цидипповому гребневику. Единственный известный ископаемый силурийский гребневик, обнаруженный благодаря рентгеновскому просвечиванию, также оказался

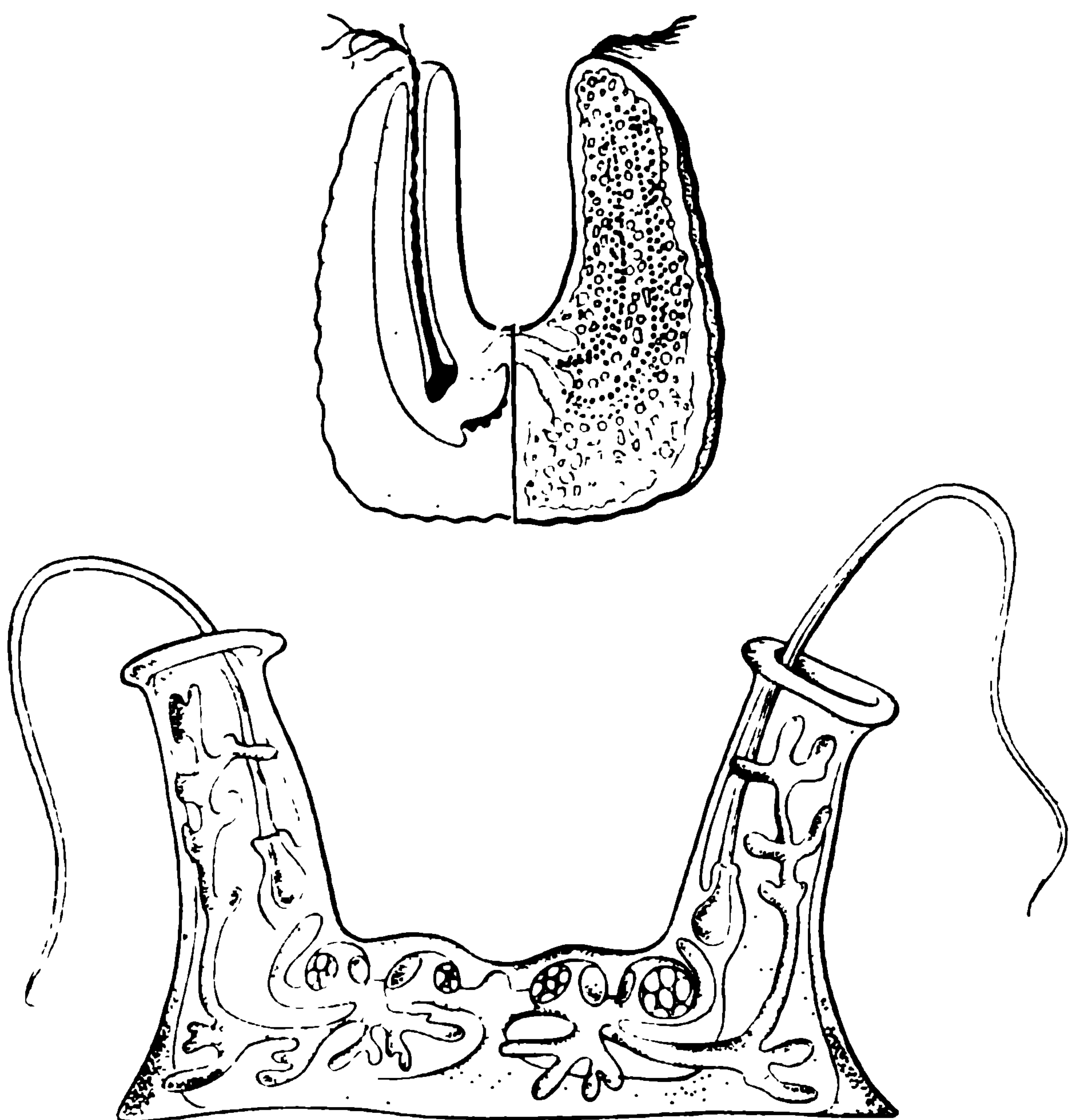
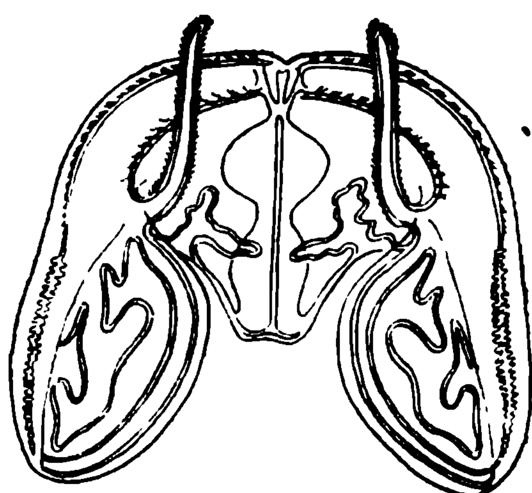
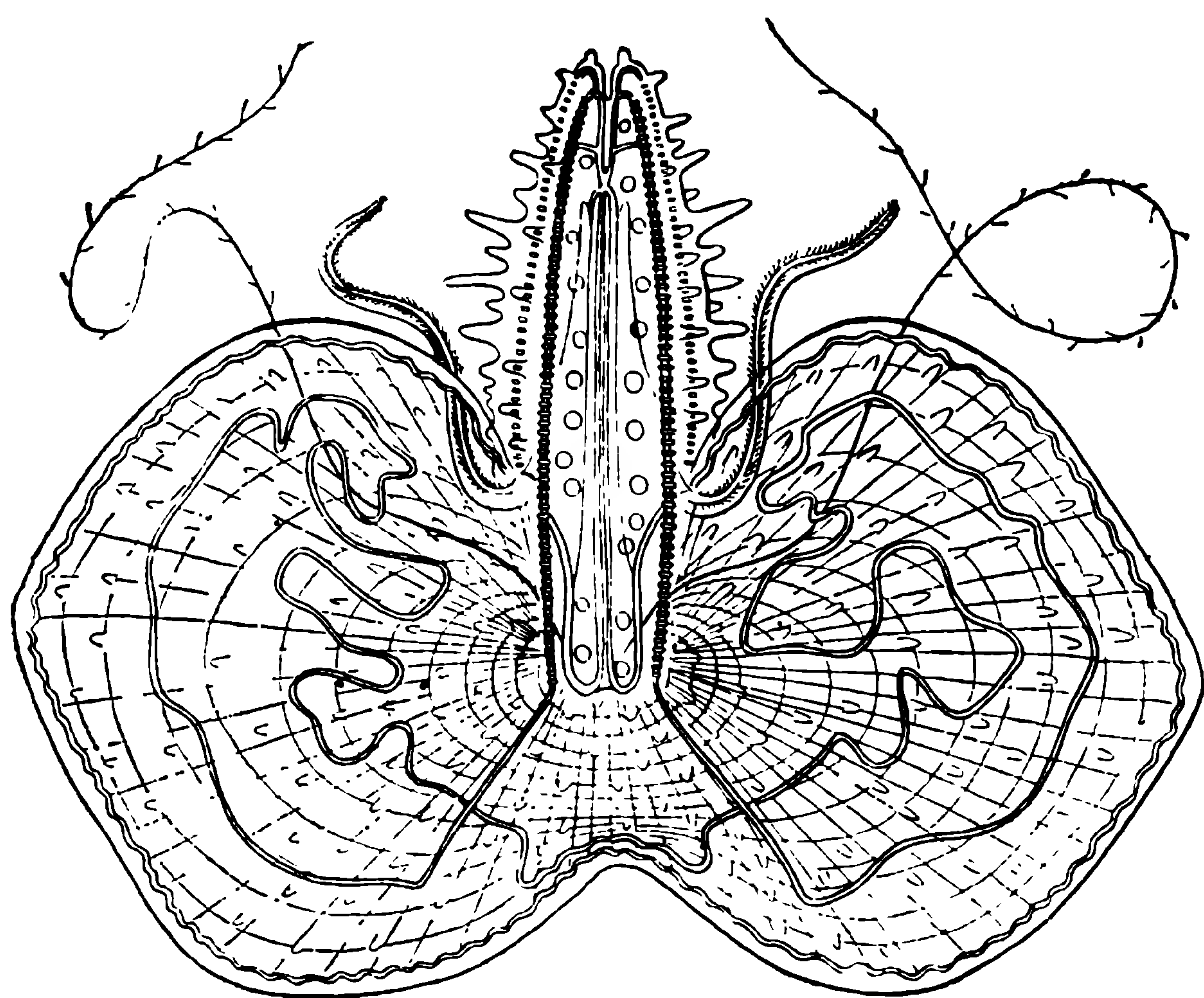


Рис. 188. Сидячие гребневики отряда Platyctenida:
вверху — лироктеис (Lyrocteis); *внизу* — тьялфиелла (Tjalfiella tristoma).

Рис. 189. Лопастеносные гребневики:
вверху — оциропсис прозрачный (Ocyropsis crystallina); *внизу* — лейкотея многорогая (Leucothea multicornis).





обладателем всех черт отряда Cydippida. Для представителей этого отряда характерны яйцеобразная, округлая или сигарообразная форма тела и наличие пары ловчих щупалец. Типичный представитель отряда — *плевробрахия* (Pleurobrachia pileus) встречается почти во всех морях Мирового океана, нередко в массовом количестве забивая рыбацкие сети. *Яйцевидная мертензия* (Mertensia ovum) изобилует в арктических морях, *антарктическая каллианира* (Callianira antarctica) не менее многочисленна у берегов Антарктиды. Питающаяся сальпами *лампетия* (Lampetia pancerina) способна очень сильно растягивать края рта, буквально распластывая глотку по поверхности тела более крупной, чем она сама, жертвы (рис. 187).

Способность сильно выворачивать глотку и растягивать ее по субстрату еще сильнее выражена у *ползающих гребневиков* (отряд Platyctenida, цв. табл. 45). Некоторые из них, например Ctenoplana и Planoctena, еще сохраняют способность втягивать глотку назад и плавать в толще воды подобно своим цидипповым предкам. Другие, например Coeloplana, уже утратили во взрослом состоянии гребные пластинки. Они превращаются в плоские лепешки, ползательная поверхность которых равномерно покрыта ресничками и представляет собой не что иное, как вывернутую внутреннюю поверхность глотки. Некоторые ползающие гребневики приобретают способность складывать плоское тело пополам по щупальцевой плоскости и даже сворачивать его в трубку. Это своего рода ловчая поза, когда ток воды, создаваемый ресничками глотки в трубке, приносит ко рту пищевые частицы. У сидячих представителей отряда тело постоянно свернуто в трубку, открытые концы которой приподняты над субстратом. Из них, как из рукавов, выглядывают щупальца (рис. 188), которые способны втягивать внутрь добычу. Разные стадии перехода от ползающего образа жизни к сидячему мы наблюдаем в ряду форм *бентоплана* (Benthoplana): *валликула* (Vallicula), *лироктеис* (Lyrocteis), *тьялфиелла* (Tjalfiella).

Ползающий гребневик — *целоплана Мечникова* (Coeloplana metchnikovi) впервые был описан А. О. Ковалевским в 1880 г. из Красного моря. Эта находка произвела в свое время сенсацию, так как считалось, что найдено переходное звено между кишечнополостными и плоскими ресничными червями. Сейчас эта точка зрения в значительной степени пересмотрена. Оказалось, что в тропических морях ползающие гребневики распространены довольно часто. Обычно они окрашены в яркие цвета, часто встречаются на кораллах и могут поедать их мягкие ткани. Некоторые виды — комменсалы и живут на морских звездах. Сидячий гребневик тьялфиелла (рис. 188) встречается у берегов Гренландии на морских перьях, а лирок-

теис (рис. 188) — у берегов Антарктиды на губках.

Морские огурцы (Beroida) — единственные из ктенофор, которые лишены щупалец на всех стадиях жизненного цикла (цв. табл. 44). Это понятно, так как, в отличие от большинства других плавающих гребневиков, они питаются не мелким планктоном, а крупными сальпами, медузами и главным образом другими гребневиками. Добычу морские огурцы молниеносно глотают целиком, широко раскрывая громадный рот. На краю его с внутренней стороны расположены гигантские ресничные образования — макроцилии, которыми он удерживает добычу как зубами. Почти все пространство внутри тела морского огурца занимает обширная колоколообразная глотка. Распространены эти гребневики повсеместно, но в арктических и антарктических водах они отличаются особо крупными размерами (до 30—40 см) и интенсивной розово-пунцовой окраской. Берое служит пищей промысловым рыбам, таким, как пикша, треска. Когда к берегам в массовом количестве подходит треска, она выедает почти всех берое. Следствием этого нередко является вспышка размножения планктоноядных гребневиков, особенно болинопсиса, который служит основной пищей берое. Эти гребневики, в свою очередь, выедают планктонных рачков, лишая пищи сельдь.

У *лентообразных гребневиков* (Cestida) щупальца имеются, но во взрослом состоянии они не высовываются из щупальцевых карманов. Тело этих гребневиков в ходе индивидуального развития сильно вытягивается и уплощается, но не сверху вниз, как у ползающих гребневиков, а с боков. Взрослые цестиды имеют вид длинной прозрачной ленты, в середине верхнего ребра которой находится аборальный орган, а в середине нижнего — рот. Щупальцевые карманы располагаются посредине плоских сторон тела. По нижнему ребру лентообразного тела проходит особый слизистый желобок, окаймленный многочисленными усиками. Эти усики закладываются как боковые отростки щупалец, но потом вылезают из кармана щупальца и перебираются на желобок. Они непрерывно ловят и передают ко рту добычу — планктонных рачков. Плавают ктенофоры благодаря змееобразным синусоидальным движениям лентообразного тела, что происходит вследствие попеременного сокращения мышечных лент, проходящих вдоль плоских сторон тела. Работа гребных рядов обеспечивает лишь поддержание вертикального положения главной оси тела — рот — аборальный орган. Наиболее крупный представитель отряда — *венерин пояс* (Cestus veneris) встречается в Средиземном море и Атлантическом океане. Он прозрачен, но гребные ряды переливают всеми цветами радуги, а при движении по всему телу гребневика пробегают фиолетовые переливы. Благодаря этому ему и дано такое поэтическое название. Другого, менее крупного представителя отряда — *вексиллюма* (Vexillum parallelum) рыбаки за обыкновение неподвижно зависать в вытянутом виде в толще воды нередко называют *морской меч*.

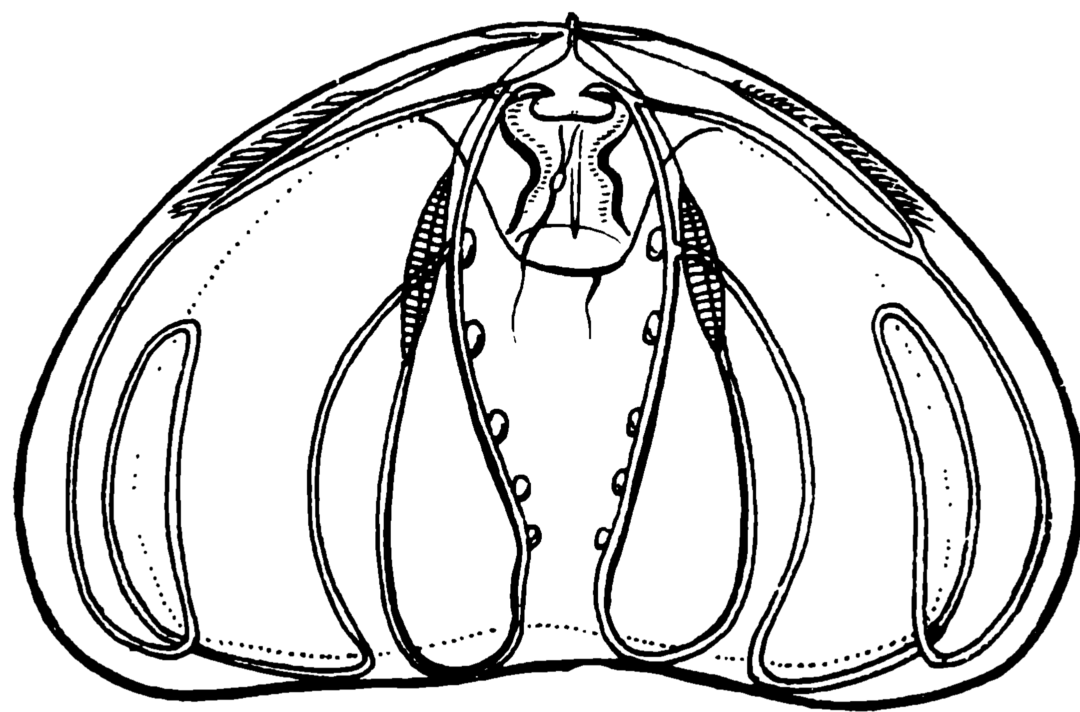


Рис. 190. Талассоколице изменчивая (Thalassocolice inconstans).

Своеобразны *лопастеносные гребневики* (Lobiferida), снабженные двумя крупными и четырьмя небольшими околоротовыми лопастями, служащими для ловли добычи. В наших морях широко распространен *болинопсис* (Bolinopsis infundibulum). Несмотря на очень нежную консистенцию тела, это прожорливый хищник. Ресничками малых лопастей (ушек) он гонит воду вместе с планктоном на липкую внутреннюю поверхность ловчих околоротовых лопастей.

Еще более нежной консистенцией тела отличается тепловодный гребневик *лейкотея* (Leucothea multicornis). Тело этой ктенофоры покрыто особыми пальцевидными выростами с липкими вершинами. Они хватают добычу и, передавая от одного выроста к другому, отправляют в рот. Мускулистый *оциропсис* (Ocyropsis crystallina, рис. 189) носится в толще воды, размахивая ротовыми лопастями как крыльями. Он способен догонять и глотать даже небольших рыб.

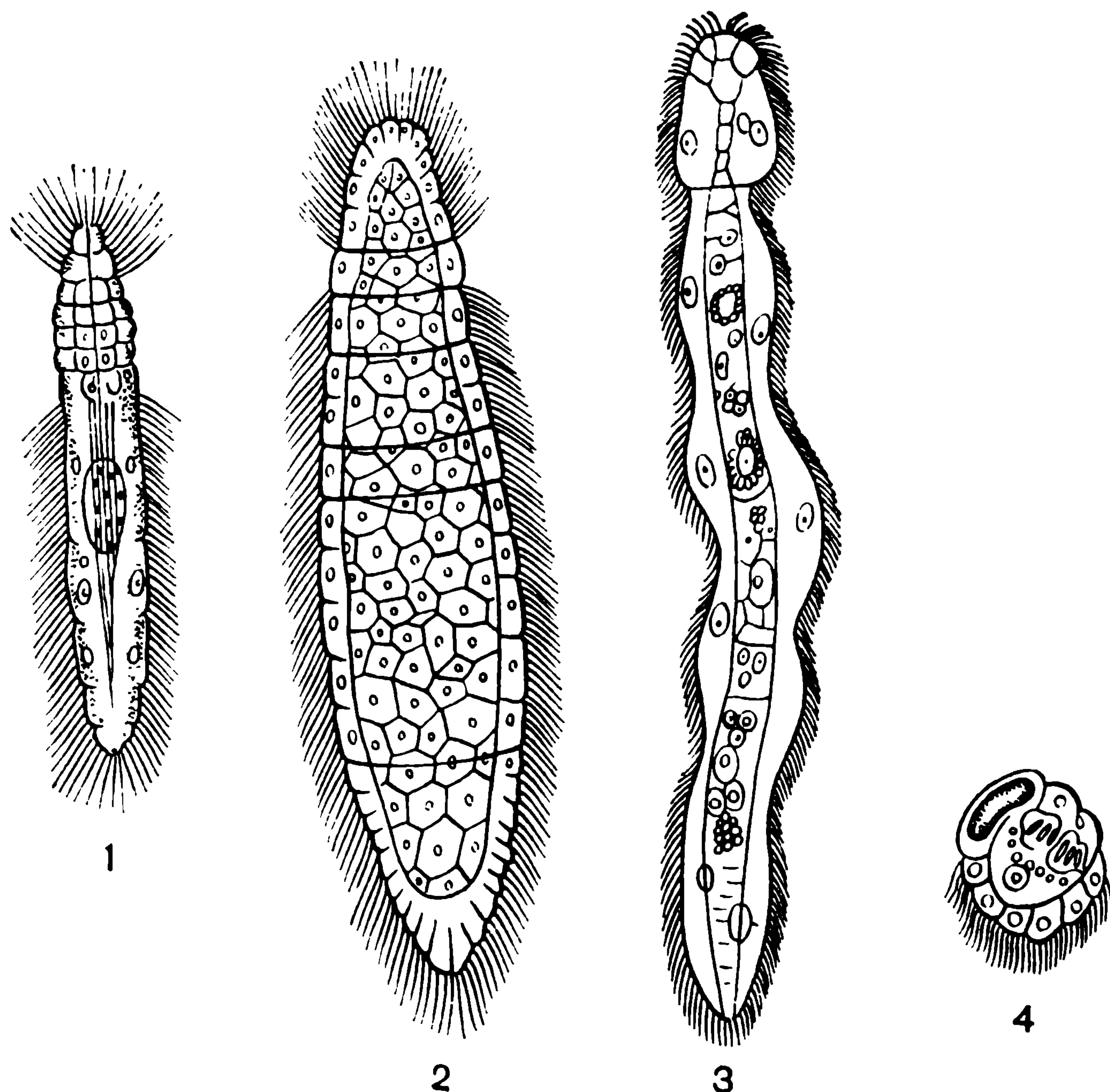
Талассоколициды, или *морские колпаки*, близки к *лобиферидам*. Эти гребневики обнаружены совсем недавно в Саргассовом море. Они настолько нежны, что поймать их планктонной сетью, не разрушив полностью, практически невозможно. Благодаря куполообразной форме тела внешне морские колпаки напоминают медуз (рис. 190), а питаются пассивно, собирая ртом планктон с внутренней липкой поверхности купола. Рот расположен на особом бугорке, и разные места купола подтягиваются к нему поочередно.

ТИП МЕЗОЗОИ

(MESOZOA)

Положение этого типа в системе продолжает оставаться неясным. *Мезозои* представляют собой небольшую группу паразитических животных, претерпевших, по-видимому, глубокие регрессивные изменения под влиянием паразитизма. Сюда относят два класса — Orchonectida и Dicyemida. Первые паразитируют в разных морских животных, чаще других в *офиурах* (иглокожие) и *полихетах* (кольчатые черви). Оба класса обнаруживают некоторое сходство с личинкой кишечнополостных — планулой. Снаружи тело покрыто однослойным ресничным эпителием, внутри помещаются генеративные клетки. У *ортонектид*

Рис. 191. Различные представители Mesozoa.
Rhopalura ophiocoma из класса Orchonectida:
1 — самец; *2* — самка; Dicyema из класса Dicyemida: *3* — молодая самка с зародышами внутри тела; *4* — расселительная стадия.



(рис. 191) имеются самцы и самки. Зрелые половые особи, покидая хозяина, выходят в воду, где и происходит оплодотворение. Яйца развиваются внутри оплодотворенных самок, которые активно плавают и проникают в организм хозяина. Здесь личинка сбрасывает мерцательный эпителий и превращается в амебоидную синцитиальную форму, внутри которой далее развиваются самцы и самки, которые, достигнув зрелости, вновь выходят для размножения в воду.

Дициемиды (Dicyema, рис. 191) живут исключительно в почках головоногих моллюсков. Тело паразита состоит из большой центральной клетки, окруженной одним слоем мерцательных клеток. На переднем конце паразита имеется особое образование, так называемый к а п ю ш о н. Жизненный цикл дициемид сложен и еще не до конца изучен. В нем, по-видимому, чередуются бесполые и партеногенетические поколения и имеются мелкие снабженные ресничками расселительные стадии.

Наличие покрова из одного слоя мерцательных клеток и внутренних клеток несколько напоминает строение личинки кишечнополостных — планулы. Поэтому некоторые ученые сближают их с двуслойными и рассматривают как группу, относящуюся к разделу Radiata среди Eumetazoa. Следуя за этими учеными, мы помещаем их вслед за Radiata.

Представители класса Orthonectida паразитируют в полости тела и половых железах различных морских животных — ресничных червей, немертин, многощетинковых кольчецов (полихет), моллюсков, иглокожих (змеехвосток). В отличие от Orthonectida круг хозяев Dicyemida очень ограничен. Они паразитируют только в почках головоногих моллюсков. Тело дициемид построено из строго постоянного и относительно небольшого количества клеток, что указывает на их высокую специализацию. Это еще один аргумент против трактовки мезозоев как примитивных форм, переходных от колоний простейших к многоклеточным.

РАЗДЕЛ ДВУСТОРОННЕ-СИММЕТРИЧНЫЕ (BILATERIA)

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

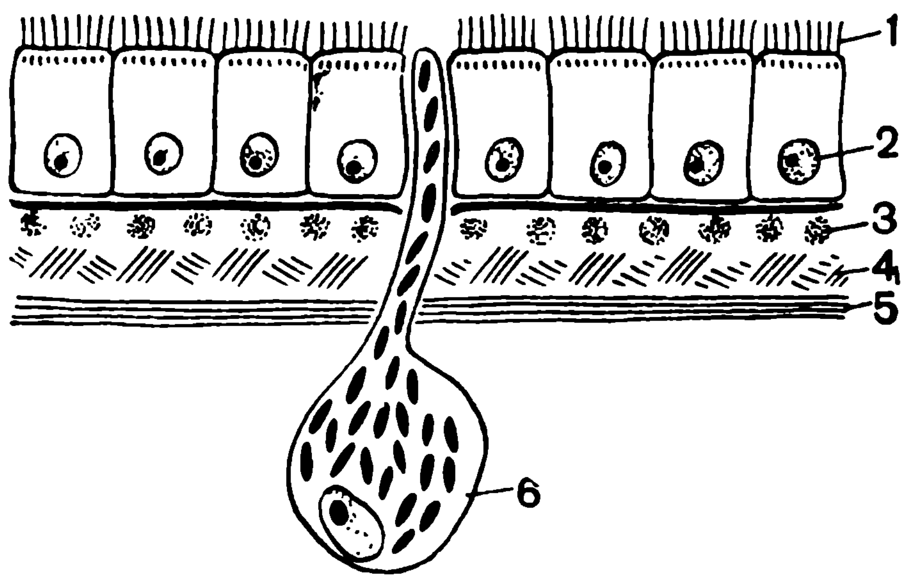
К типу *плоских червей* принадлежат наиболее просто устроенные двусторонне-симметричные животные. В этот тип входят девять классов: *турбеллярии*, или *ресничные черви* (Turbellaria), *ксенотурбеллиды* (Xenoturbellida), *гнатостомулиды* (Gnathostomulida), *трематоды* (Trematoda), *аспидогастры* (Aspidogastraea), *моногенеи* (Monogenea), *гирокотилиды* (Gyrocotylidea), *амфилиниды* (Amphilinida) и *ленточные черви*, или *цестоды* (Cestoda). К последним шести классам принадлежат животные, ведущие исключительно паразитический образ жизни.

Строение. Многие представители плоских червей действительно имеют уплощенное или листовидное тело, но не этот признак послужил причиной объединения их в один тип. Форма тела у плоских червей может быть различной; животные с округлым поперечным сечением встречаются в этой группе не реже, чем сильно уплощенные. У некоторых представителей, наиболее соответствующих обычным представлениям о червях, длина тела превосходит его ширину в десятки и сотни раз, но обычно тело у плоских червей не слишком длинное. У паразитических (а иногда и у свободноживущих) форм имеются органы типа присосок, хоботков или более сложные органы прикрепления, накладывающие характерный отпечаток на их внешний вид.

Размеры плоских червей существенно варьируют. Мелкие представители типа едва достигают длины 0,5 мм, в то время как у крупных цестод, паразитирующих в кишечнике китов, длина тела может достигать 30 м.

Покровный эпителий у свободноживущих плоских червей снабжен ресничками (*турбеллярии*, *ксенотурбеллиды*) или жгутиками (*гнатостомулиды*), биение которых обеспечивает передвижение животных (тонкое строение жгутиков и ресничек подробно описано в разделе, посвященном типу простейших, с. 40). У плоских червей паразитических классов реснички исчезают. Клетки эпителия сливаются у них между собой, образуя многоядерный симпласт (рис. 192). На поверхности тела остается лишь тонкая безъядерная эпителиальная пластинка, так как ядра с окружающей их цитоплазмой смещаются в глубь тела. Такой погруженный эпителий у паразитических плоских червей нередко называют тегументом. На поверхности тела у плоских червей открываются протоки многочисленных одноклеточных желез различного назначения. Тела железистых клеток обычно также погружены в глубь тела. Кроме того, клетки покровного эпителия и сами часто способны к образованию и выделению во внешнюю среду различных веществ. Непосредственно под покровным эпителием располагается кожная мускулатура. Как правило, она имеет одинаковое строение по всему телу и не разбита на отдельные мышцы. Поэтому покровы и кожная мускулатура совместно образуют кожно-мышечный мешок. Чаще всего мышечные волокна располагаются в нем тремя слоями (рис. 192): снаружи лежат кольцевые, внутри — продольные, между ними — диагональные.

Пространство между кожно-мышечным мешком и внутренними органами заполнено у плоских червей особой тканью — паренхимой (рис. 193), которая представляет собой основное производное третьего зародышевого листка — мезодермы. Полости тела у плоских червей нет. Нередко внутренние органы примыкают к кожно-мышечному мешку почти вплотную, и тогда



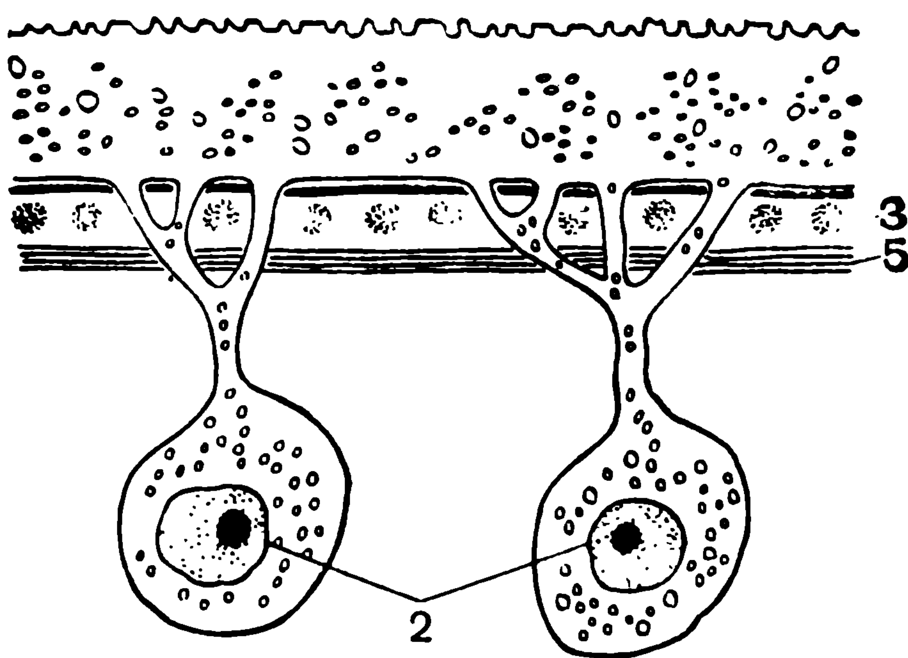


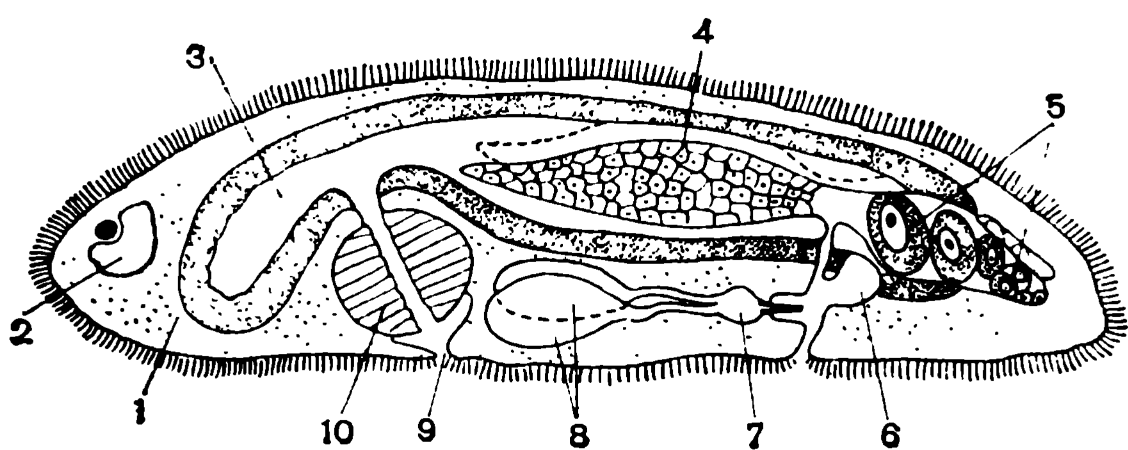
Рис. 192. Схема строения клеточного эпителия с ресничками (*вверху*) и погруженный симпластический эпителий (*внизу*):

1 — реснички; *2* — ядро; *3*, *4*, *5* — кольцевые, диагональные и продольные мышечные волокна; *6* — железистая клетка.

паренхима развита слабо. Паренхимные клетки, как правило, имеют большое количество длинных отростков, переплетение которых и образует основную массу паренхимы. Межклеточное вещество в ней отсутствует или имеется лишь в ограниченном количестве. Сквозь паренхиму проходят многочисленные дорсо-вентральные (спинно-брюшные) мышечные волокна, а также особые пучки мышечных волокон, обеспечивающие подвижность отдельных органов (присосок, хоботков, глоток и т. д.). Все эти волокна уже обособились от кожно-мышечного мешка и образуют так называемую паренхимную мускулатуру.

Рис. 193. Схема строения плоского червя:

1 — паренхима; *2* — мозговой ганглий; *3* — кишка; *4*,*5* — яйца и желточные клетки в женской половой железе; *6* — совокупительная сумка; *7* — совокупительный орган; *8* — семенники; *9* — рот; *10* — глотка.



Ротовое отверстие у плоских червей, в отличие от других животных, располагается не только на переднем конце тела, но также в его средней части или даже на заднем конце. Рот ведет в глотку, открывающуюся в кишку непосредственно или через короткий пищевод. Кишка у плоских червей всегда замыкается слепо, анального отверстия у них нет [1]. Непереваренные остатки пищи выбрасываются во внешнюю среду через рот. Стенка кишки построена из однослойного эпителия, который может быть подостлан слоем мышечных волокон, образованным за счет паренхимной мускулатуры. В состав кишечного эпителия могут входить специализированные железистые клетки, выделяющие пищеварительные ферменты, или же они продуцируются самими пищеварительными клетками. Кроме того, значительную часть ферментов (особенно осуществляющих начальные этапы переваривания пищи) выделяют железы передних отделов пищеварительной системы — глотки и пищевода.

Описанное выше строение пищеварительной системы наиболее характерно для плоских червей, но оно свойственно не всем представителям этого типа. У некоторых турбеллярий (в первую очередь из отряда бескишечных) пищеварительные клетки не образуют оформленной кишки. Наконец, у цестод, гирокотилид и отдельных эндопаразитических (т. е. обитающих внутри тела хозяина) представителей других классов плоских червей питательные вещества поглощаются непосредственно покровным эпителием. Поэтому пищеварительная система у них полностью исчезает.

В состав нервной системы плоских червей всегда входит мозговой ганглий, расположенный на переднем конце тела. У большинства плоских червей нервная система построена по так называемому ортогональному типу: от мозга отходят продольные стволы, которые соединяются между собой кольцевыми перемычками — комиссурами. В целом такая нервная система имеет вид более или менее правильной решетки (рис. 194). Нервные клетки располагаются не только в мозговом ганглии, но и в стволах ортогона. Наиболее типичны для плоских червей три пары продольных стволов, реже их бывает две, четыре или пять пар. У цестод в связи с увеличением размеров тела число пар продольных стволов может достигать нескольких десятков. Количество кольцевых комиссур также сильно варьирует. У видов с относительно коротким телом их немного, у длинных и уплощенных форм число комиссур может быть очень большим. Некоторые турбеллярии и ксенотурбеллиды сохраняют более простое

[1] У отдельных видов плоских червей кишка открывается во внешнюю среду одной или несколькими анальными порами, однако случаи их образования очень немногочисленны и не мешают характеризовать тип плоских червей как животных со слепо замкнутой кишкой.

строение нервной системы, имеющей вид нервного плексуса — неправильной по форме, непостоянной сети тонких волокон.

Органы чувств у плоских червей представлены в основном кожными сенсиллами, в состав которых входят одна или несколько ресничек, принадлежащих отросткам чувствительных нервных клеток. У свободноживущих плоских червей нередко имеются и более сложные ресничные чувствительные органы, состоящие из очень большого числа собранных вместе ресничек. Ресничные чувствительные органы сигнализируют о механическом раздражении или о наличии в среде некоторых химических соединений. У плоских червей паразитических классов наряду с одноресничными сенсиллами широко распространены различные чувствительные образования более сложного строения. Многие плоские черви имеют глаза, хотя у эндопаразитических форм органы зрения обычно отсутствуют. У некоторых турбеллярий и ксенотурбеллид имеется также орган равновесия — статоцист.

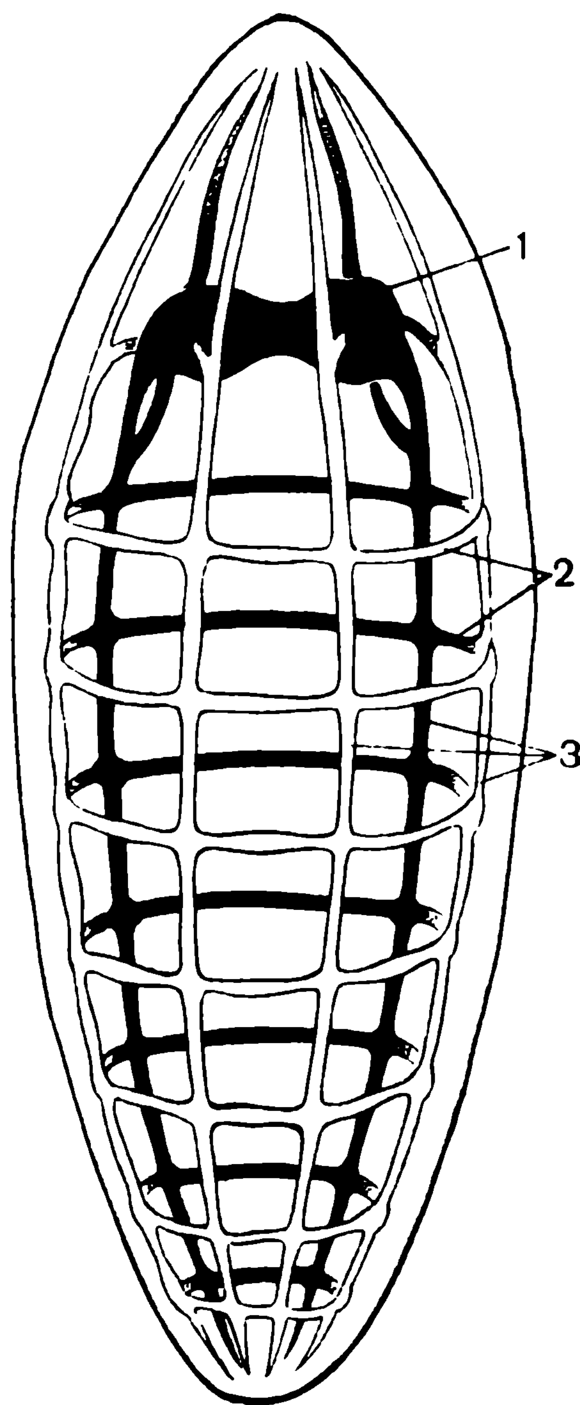


Рис. 194. Схема строения ортогональной нервной системы:

1 — мозговой ганглий; *2* — комиссуры; *3* — нервные стволы.

Своеобразное строение имеет у плоских червей выделительная система. Ненужные организму продукты обмена веществ накапливаются в особых клетках паренхимы — атроцитах. Иногда атроциты остаются в паренхиме постоянно, в других случаях они выводятся из тела животного через стенку кишки, клетки которой и сами способны у некоторых плоских червей накапливать ненужные продукты обмена. Кроме того, все плоские черви, за исключением ксенотурбеллид и некоторых турбеллярий, имеют протонефридии — систему каналов, пронизывающих все тело животного и открывающихся наружу экскреторными порами. Чаще всего (хотя и не всегда) плоские черви имеют два древовидно ветвящихся протонефридия с двумя отдельными или одной общей порой (рис. 195). В некоторых случаях протонефридии сливаются между собой, образуя единую сетевидную структуру, иногда (у крупных червей) при этом образуются и многочисленные вторичные экскреторные поры. Наиболее важные в функциональном отношении концевые участки протонефридиев образуются особыми клетками — циртоцитами (рис. 195, *Б*, *В*). Каждая из них снабжена ресничками (от двух до нескольких десятков). При рассматривании под микроскопом пучки бьющихся ресничек напоминают колеблемые воздухом огоньки свечей, в связи с чем они получили название мерцательного пламени. В стенке циртоцитов имеются многочисленные продольные щели, затянутые тонкой неклеточной мембраной. Основная функция протонефридиев состоит в осморегуляции, т. е. поддержании необходимой концентрации ионов в межклеточной жидкости. Осуществляется эта функция благодаря тому, что протонефридии отфильтровывают из межклеточной жидкости излишнюю воду. Биение жгутиков циртоцитов гонит жидкость по протонефридиальным каналам к экскреторным порам. Следует отметить, что у многих плоских червей протонефридии вступают в связь с атроцитами, преобразуясь, вероятно, уже в настоящие органы выделения.

Специальных органов дыхания у плоских червей нет. Кислород проникает внутрь тела, а углекислый газ выводится из него непосредственно через покровный эпителий. Поверхность последнего у плоских червей обычно усеяна микроскопическими пальцевидными или гребневидными выростами. По-видимому, они служат для облегчения газообмена, так как заметно увеличивают поверхность тела. Надо сказать, что у многих эндопаразитических плоских червей, обитающих в среде, резко обедненной кислородом, характер обмена веществ изменился таким образом, что их потребность в кислороде гораздо ниже, чем у обычных (аэробных) организмов.

Нет у плоских червей и специального распределительного аппарата, который осуществлял бы перераспределение по телу различных веществ (у других животных эту функцию чаще всего выполняет кровеносная система). Для мелких организмов его отсутствие не имеет большого значения. У крупных же представителей плоских червей из-за отсутствия распределительного аппарата кишка обычно образует множество пронизывающих все тело мелких ответвлений. Таким образом, питательные вещества доставляются в различные участки тела непосредственно пищеварительной системой. В последнее время появились данные, что у некоторых плоских червей с сетевидной протонефридиальной системой (в первую очередь у лишенных кишки цестод) функцию распределительного аппарата отчасти принимают на себя протонефридиальные каналы.

Размножение и развитие. Все плоские черви — гермафродиты. Это означает, что у каждой особи имеются мужские и женские половые железы (рис. 193). Раздельнополость встречается

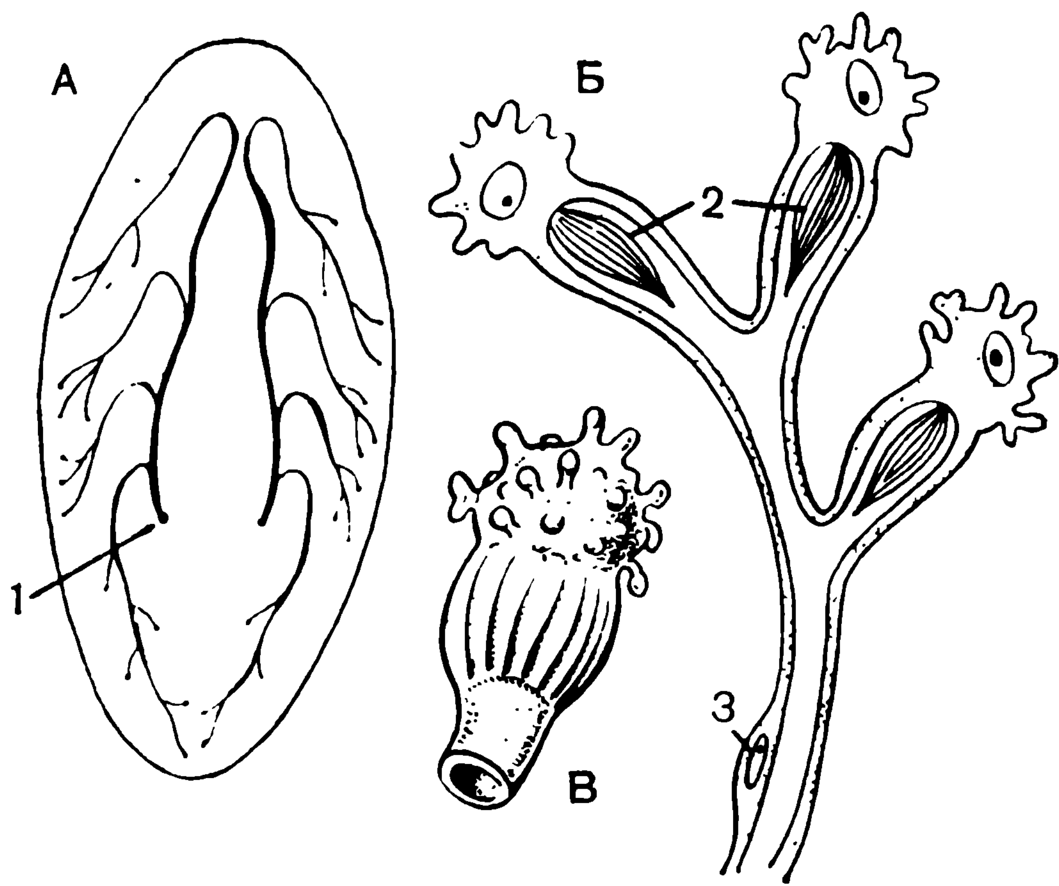


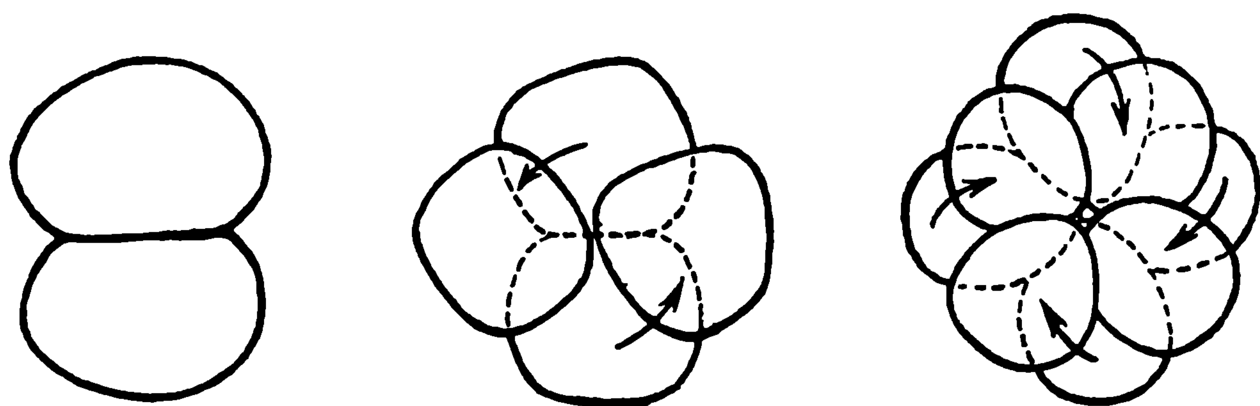
Рис. 195. Протонефридиальная система:

А — один из вариантов расположения протонефридиальных каналов: *1* — экскреторная пора; *Б* — концевой участок протонефридия: *2* — пучок ресничек циртоцита; *3* — клетка, образующая стенку протонефридиального канала; *В* — циртоцит.

в этом типе животных лишь как редкое исключение. Спермиям плоских червей (кроме некоторых низших турбеллярий, ксенотурбеллид и гнатостомулид) свойственно необычное для многоклеточных животных строение — они имеют нитевидную форму и два жгутика. Женские половые железы у части *турбеллярий*, *гнатостомулид* и *ксенотурбеллид* продуцируют только яйцеклетки. У других турбеллярий и представителей остальных классов типа они образуют также особые желточные клетки, неспособные к развитию, но содержащие большое количество питательных веществ (рис. 193). В прочих отношениях строение половой системы плоских червей может быть очень различным. У некоторых бескишечных турбеллярий и части гнатостомулид она представлена только половыми железами и очень просто устроенным мужским совокупительным органом. У ксенотурбеллид нет даже совокупительного органа. У более высокоорганизованных турбеллярий и представителей остальных классов плоских червей

Рис. 196. Один из вариантов спирального дробления у плоских червей.

Стрелки показывают характерное для спирального дробления смещение клеток друг относительно друга.



появляется сложная система половых протоков и специализированные совокупительные органы (рис. 193). Следует отметить, что по сложности строения половой системы большинство плоских червей значительно превосходит представителей многих более высокоорганизованных типов животных (например, немертин или кольчатых червей).

Оплодотворение у всех плоских червей (кроме, может быть, ксенотурбеллид) внутреннее: совокупительные органы вводят сперму непосредственно в организм партнера по спариванию. У плоских червей, не имеющих желточников, яйцо испытывает правильное дробление так называемого с п и р а л ь н о г о т и п а (рис. 196). Плоские черви, имеющие желточники, образуют сложные яйца, под оболочкой которых заключены одна или несколько яйцеклеток и желточные клетки, служащие источником питания для развивающегося зародыша.

У свободноживущих плоских червей развитие обычно п р я м о е: выходящий из яйца червячок отличается от взрослого животного в основном размерами и неразвитой половой системой. В паразитических группах складываются очень различные в деталях жизненные циклы, всегда состоящие не менее чем из двух отличных по строению и биологии фаз — собственно паразитической и расселительной. У трематод и некоторых цестод жизненный цикл включает несколько поколений, одно из которых всегда образуется в результате полового, а другие — путем партеногенетического (из неоплодотворенных яиц) или бесполого размножения.

Происхождение. Исходные представители типа плоских червей обладали очень простой организацией, многие особенности которой сохранились в строении низших турбеллярий, ксенотурбеллид и гнатостомулид. Остальные же классы плоских червей произошли уже от довольно продвинутых турбеллярий, но их строение и жизненный цикл в большей или меньшей степени изменились в связи с приспособлением к паразитическому образу жизни. *Трематод* и *моногеней* раньше считали близкородственными и объединяли в один класс. Однако, как показал крупнейший специалист по моногенеям, академик Б. Е. Б ы х о в с к и й (1908—1974), это мнение было неверным. Моногенеи, гирокотилиды, амфилиниды и цестоды по крайней мере на личиночной стадии жизненного цикла обладают церкомером (особым органом прикрепления на заднем конце тела) и принадлежат к одной ветви эволюции паразитических плоских червей (подтип Cercomeromorpha). Трематоды же и аспидогастры образуют самостоятельную эволюционную ветвь, перешедшую к паразитическому образу жизни независимо.

КЛАСС ТУРБЕЛЛЯРИИ, ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

Общая характеристика. *Турбеллярии* представляют собой группу плоских червей, лишенных специфических признаков паразитических классов этого типа, таких, как церкомер или сложный жизненный цикл, и обладающих мужским совокупительным органом, по большей части свободноживущих и имеющих ресничный покровный эпителий. Дать более подробное определение турбеллярий сложно. Во-первых, представители паразитических классов плоских червей по строению еще настолько близки к турбелляриям, что невозможно выделить признаки, которые были бы обязательными для всех турбеллярий и вместе с тем отсутствовали бы у паразитических плоских червей. Во-вторых, в животном мире едва ли найдется другая группа животных, которую отличало бы такое разнообразие строения, как турбеллярии (цв. табл. 46). Обусловлено это разнообразие тем, что организация наиболее примитивных двусторонне-симметричных животных, к которым принадлежат и низшие турбеллярии, легко изменялась в эволюции. Поэтому понять строение ресничных червей можно, только проследив его эволюционные изменения.

Класс турбеллярий разделяют на два подкласса: *архоофоры* (Archoophora) и *неоофоры* (Neoophora). Представители первого подкласса (за исключением одного отряда) обладают простыми яйцами и спиральным дроблением, представители второго подкласса характеризуются сложным яйцом и вторично измененным дроблением. В классе турбеллярий выделяют более десяти отрядов. Мы рассмотрим наиболее интересные и важные из них.

Подкласс **архоофоры** (Archoophora)
Отряд **бескишечные турбеллярии** (Acoela)
Отряд **катенулиды** (Catenulida)
Отряд **макростомиды** (Macrostomida)
Отряд **поликладиды** (Polycladida)
Подкласс **неоофоры** (Neoophora)
Отряд **просериаты** (Proseriata)
Отряд **трикладиды,** или **планарии** (Tricladida)
Отряд **прямокишечные турбеллярии** (Neorhabdocoela)
Отряд **темноцефалиды** (Temnocephalida)
Отряд **удонеллиды** (Udonellida)

Строение. Среди ресничных червей наиболее просто устроены бескишечные турбеллярии. Многие ученые считают, что именно они донесли до нас организацию древних двусторонне-симметричных животных в наименее измененном виде. Покровный эпителий бескишечных турбеллярий лишен базальной мембраны и часто имеет неровный внутренний край. Таким образом, выраженной границы между ним и паренхимой нет. У большей части других турбеллярий эпителий отделяется от паренхимы базальной мембраной. Ядра эпителиальных клеток могут располагаться под ней, образуя погруженный эпителий. Иногда все эпителиальные клетки сливаются в единую массу — симпласт. Однако одновременно погруженный и симпластический эпителий, характерный для паразитических классов плоских червей, среди турбеллярий встречается только у удонеллид, также ведущих паразитический образ жизни. В большинстве случаев покровный эпителий турбеллярий снабжен ресничками. Благодаря биению ресничек турбеллярии могут плавать, но чаще они как бы скользят по поверхности субстрата. Важную роль в таком способе движения играет слизь, выделяемая кожными железами: благодаря ресничкам турбеллярии скользят по слою выделяемой ими слизи. Одну из наиболее характерных форм образования слизистого секрета составляют у турбеллярий так называемые рабдиты. Они представляют собой палочковидные тельца, которые могут быстро выводиться в воду, где сразу же разбухают и быстро превращаются в слизь. Слизистые выделения турбеллярии используют также для прикрепления к субстрату, для защиты от врагов и при нападении на добычу.

Кожная мускулатура наиболее развита у тех турбеллярий, которые в значительной степени или полностью переходят от ресничного движения к движению благодаря сокращениям мускулатуры. Способы мышечного движения турбеллярий разнообразны. Некоторые из них могут плавать, волнообразно изгибая тело или его боковые края. Большинство турбеллярий используют для передвижения способность изменять форму тела. Они опираются на субстрат задним концом и вытягиваются в продольном направлении, а затем прикрепляются к субстрату передним концом тела и сокращаются. Такому движению способствуют скопления желез с клейким секретом на переднем и заднем концах тела, а у наиболее специализированных форм образуются даже особые органы типа присосок.

Весьма существенно менялась в эволюции турбеллярий пищеварительная система. У бескишечных турбеллярий нет еще настоящей кишки, из-за чего этот отряд и получил свое название. Клетки, осуществляющие переваривание пищи, располагаются у них в центральной части паренхимы (рис. 197). Четкой границы между пищеварительной и «обычной» периферической

ПОДПИСИ ПОД ЦВЕТНЫМИ ТАБЛИЦАМИ 23—30

Таблица 23. Жизнь на коралловом рифе.

Кораллы:

1,2,3,7 — разные виды акропор (Acropora);
2 — акропора с выпущенными полипами;
4 — поциллопора (Pocillopora);
5 — монтипора (Montipora);
6 — лобофиллия (Lobophyllia);
8 — ценопсаммия (Coenopsammia).

Морские звезды:

9 — протореастер (Protoreaster);
10 — акантастер — терновый венец (Acanthaster planci).

Морские ежи:

11 — диадема (Diadema setosum);
12 — гетероцентротус (Heterocentrotus mammillatus).

Моллюски:

13 — пятнистая ципрея (Cypraea tigris);
14 — арабская ципрея (Cypraea arabica);
15 — нильский трохус (Tectus niloticus);
16 — тридакна (Tridacna crocea).

Рыбы:

17 — вымпельный щетинкозуб (Heniochus);
18 — помацентрус (Pomacentrus);
19,20 — рыба-бабочка (Chaetodon);
21 — мурена (Gymnothorax mordax).

Таблица 24. Представители подкласса восьмилучевых кораллов (Octocorallia):

1 — тропический коралл дендронефтия (Dendronephthya sp.);
2 — ксения удлиненная (Xenia elongata);
3 — органчик (Tubipora musica).

Таблица 25. Восьмилучевые мягкие кораллы (Alcyonaria):

1 — мягкий тропический коралл литофитон (Litophyton sp., *справа*);
2 — лопастевидный мягкий коралл лобофитон (Lobophyton sp., *внизу*);
3 — арктический мягкий коралл герсемия (Gersemia fruticosa). Стоящая колония в расправленном виде;
4 — коралл того же вида в стадии «тряпки». Колония бесформенно лежит на субстрате.

Таблица 26. Различные формы колоний роговых кораллов (Gorgonaria):

1 — оранжевая мелитея (Melithaea ocracea);
2 — голубая мелитея (Melithaea sp.);
3 — ветвистая колония эуплексауры (Euplexaura sp.);
4 — бичевидный роговой коралл.

Таблица 27. Вееровидные роговые кораллы:

1 — горгонария Subergorgia mollis;
2 — фрагмент колонии Subergorgia mollis;
3 — Subergorgia sp.;
4 — курильский роговой коралл Muricides sp.

Таблица 28. Мягкие одиночные шестилучевые кораллы — актинии (Actiniaria):

1 — мелкая беломорская актиния Bunodactis stella;
2 — отдельные щупальца той же актинии с «детками»;
3 — заросли «морских гвоздик» — актиний Metridium senile;
4 — одиночные особи Metridium senile.

Таблица 29. Дальневосточные актинии:

1 — Cnidopus japonica;
2 — Oulactis orientalis;
3 — «Tealia» asiatica;
4 — «Tealia» asiatica, поедающая рыбу.

Таблица 30. Тропические гигантские актинии и антипатарии:

1 — Stoichactis с амфиприонами;
2 — Phymanthus sp.;
3 — шипастый черный коралл Antipathes.

Таблица 23. Жизнь на коралловом рифе

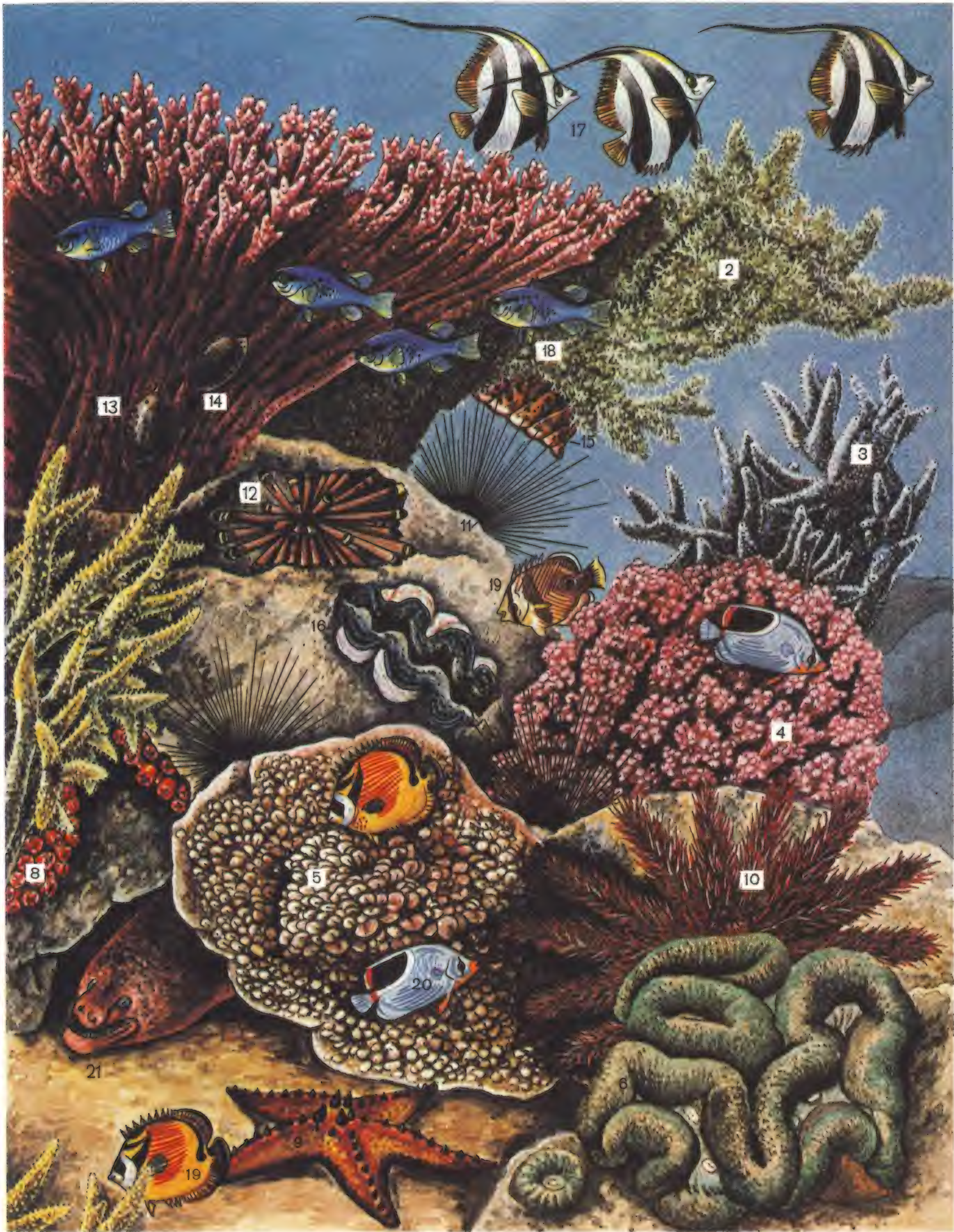


Таблица 24. Представители подкласса восьмилучевых кораллов

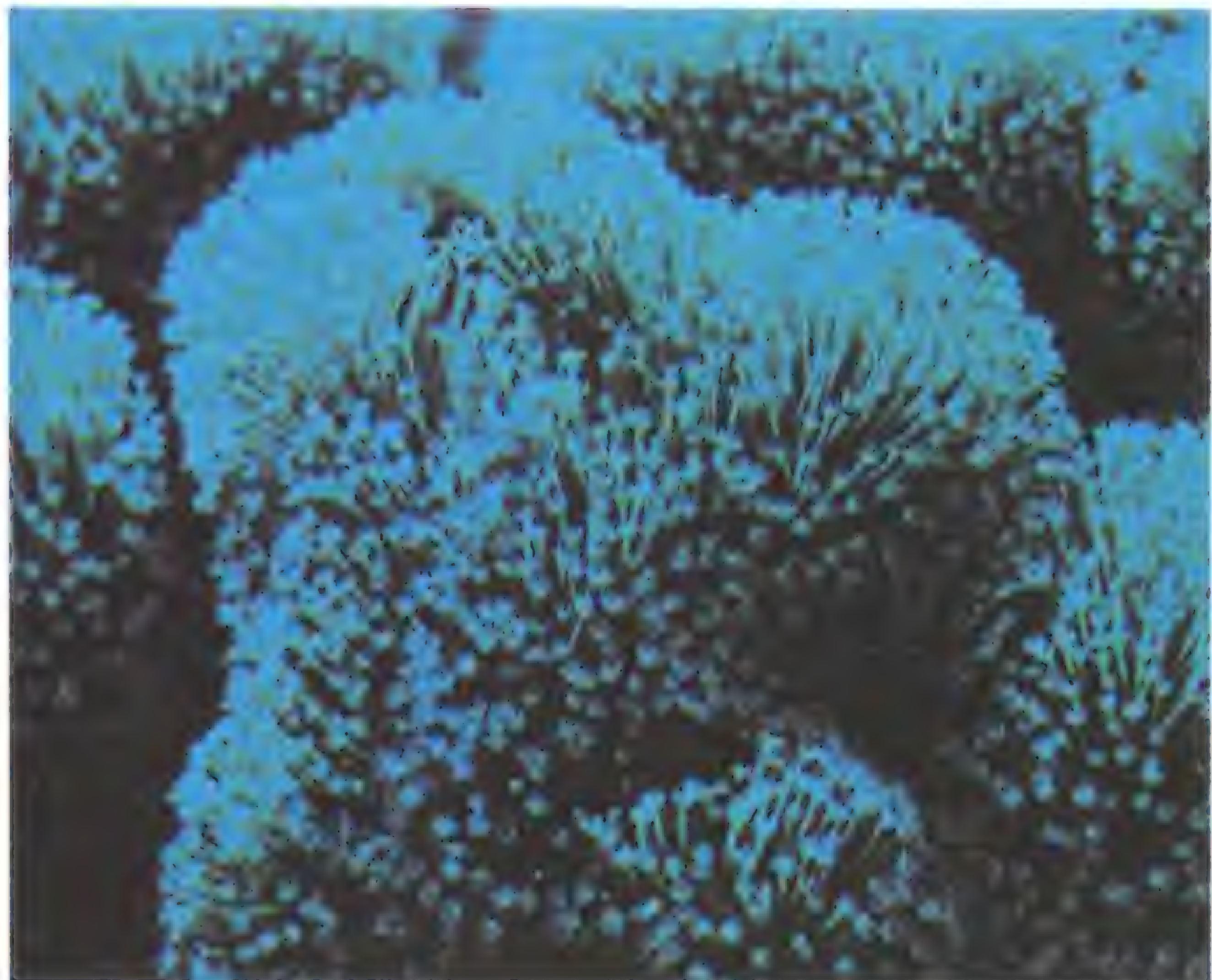


1

2

3









1

2

3

4





Т а б л и ц а 26. Различные формы колоний роговых кораллов





1

2

3

4









1

2

3

4





Таблица 28. Мягкие одиночные шестилучевые кораллы — актинии





1
2
3
4









1

2

3

4

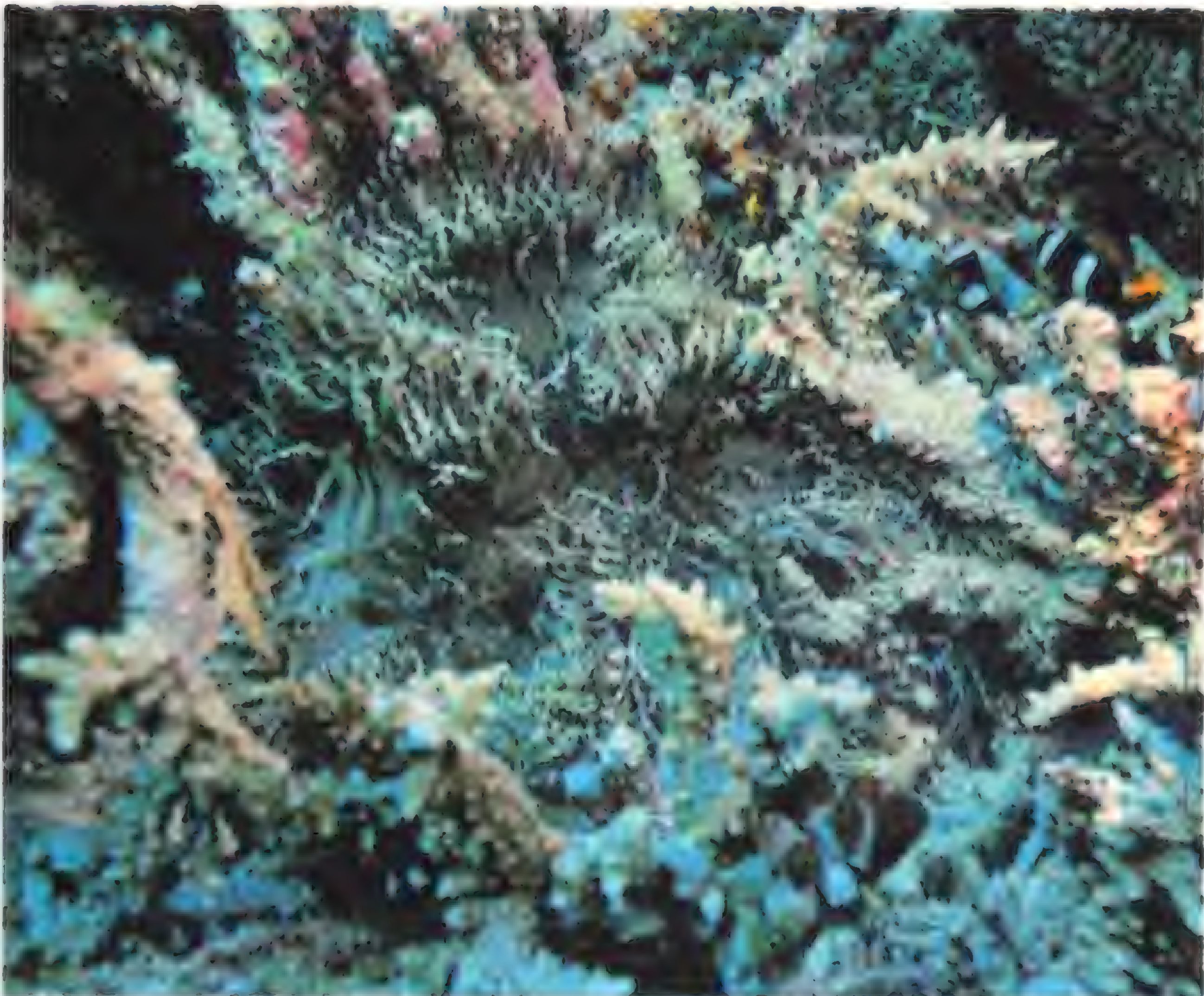




Таблица 30. Тропические гигантские актинии и антипатарии



1



2



3

паренхимой у многих бескишечных турбеллярий не видно. При питании заглоченная пища попадает внутрь пищеварительной паренхимы, в которой, таким образом, формируется временная, непостоянной формы полость. В большинстве других отрядов пищеварительные клетки формируют правильный эпителиальный слой, образуя настоящую кишку. Серьезные изменения испытали у турбеллярий и другие части пищеварительной системы. Вероятно, у древних примитивных турбеллярий рот располагался вблизи заднего конца тела. У большей части ныне живущих форм он сместился в среднюю часть тела или на его передний конец. Важную роль в ловле и удержании подвижной добычи играет у турбеллярий глотка (рис. 198). У многих бескишечных турбеллярий этого органа еще нет. Его появление и развитие имело для турбеллярий огромное значение, так как большинство представителей этого класса — хищники.

Нервная система бескишечных и некоторых других низших турбеллярий образована мозговым ганглием и расходящейся от него неправильной сетью нервных волокон — плексусом. Постепенно из нитей плексуса концентрировались более мощные продольные стволы, а затем и кольцевые комиссуры. Таким образом формировалась правильная нервная решетка — ортогон. У некоторых турбеллярий процесс концентрации зашел еще дальше: у них мы находим на первый взгляд неправильную, но очень постоянную систему нервов.

Как уже отмечалось в разделе, раскрывающем строение плоских червей, наиболее характерный чувствительный орган этих животных представляют собой кожные сенсиллы, образованные чувствительными ресничками. У турбеллярий чувствительные реснички обычно длиннее двигательных и нередко окружены у основания венчиком микроворсинок. Ресничные рецепторы могут образовывать у них более сложные чувствительные органы. Шире всего из них распространены своеобразные чувствительные щетинки, состоящие из множества ресничек, склеенных в единый пучок (как это бывает в цирри инфузорий). Чувствительные щетинки представляют собой механорецепторы: они реагируют на сгибание ресничек током воды или при прикосновении к ним. У бескишечных и некоторых других турбеллярий на переднем конце тела формируется особый фронтальный орган — сложный комплекс чувствительных образований и протоков железистых клеток. У многих турбеллярий (катенулид, трикладид и др.) имеются мерцательные ямки. Эти чувствительные органы представляют собой ввернутые внутрь тела участки покровов, богато снабженные чувствительными ресничками и ресничками, подгоняющими к ним воду. Бескишечные турбеллярии и турбеллярии

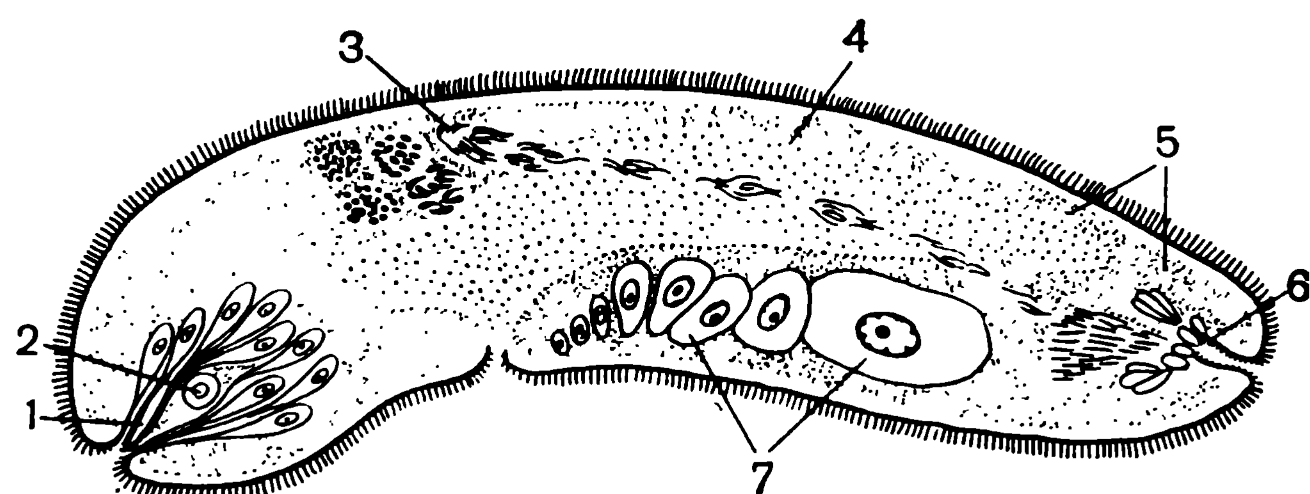


Рис. 197. Схема строения бескишечной турбеллярии:

1 — фронтальный орган; 2 — статоцист; 3 — спермии; 4 — пищеварительная паренхима; 5 — периферическая паренхима; 6 — совокупительный орган; 7 — яйца.

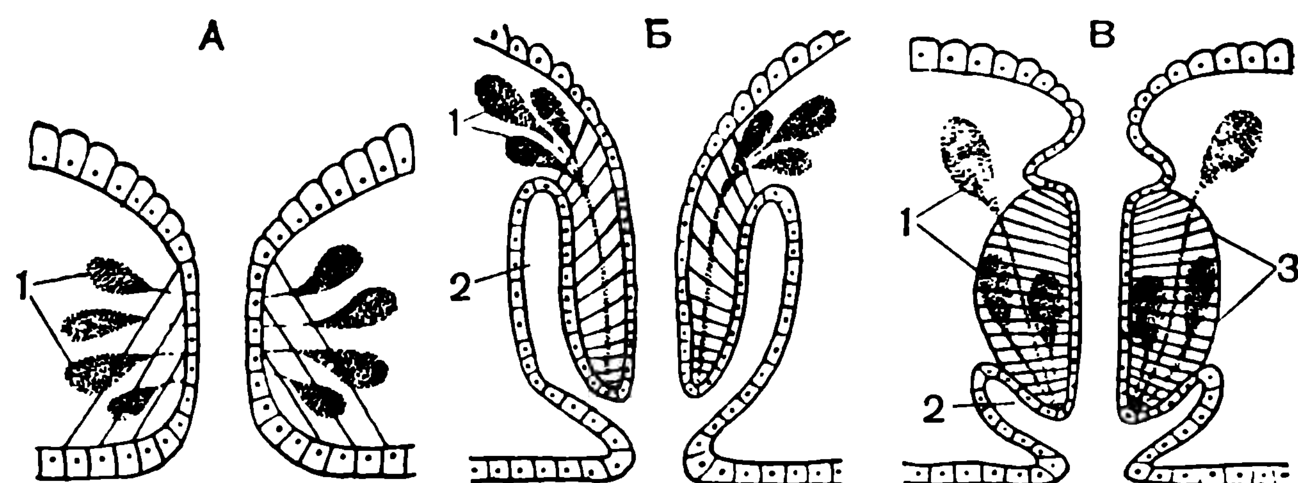


Рис. 198. Три типа глотки турбеллярий:

А — простая; Б — складчатая; В — массивная: 1 — железы; 2 — глоточный карман; 3 — мышечная стенка.

некоторых других отрядов обладают органом равновесия — статоцистом, расположенным перед мозгом. Статоцист представляет собой небольшой пузырек, внутри которого имеется одно или несколько известковых телец — статолитов. В зависимости от положения тела кристаллики давят на различные части стенки пузырька, что и позволяет животному определять его ориентацию относительно направления силы тяжести.

Глаза турбеллярий могут иметь очень различное строение и расположение. У бескишечных турбеллярий, катенулид и просериат глаза, как правило, отсутствуют. Остальные представители класса имеют обычно одну пару глаз, расположенных вблизи мозга. Однако у некоторых крупных турбеллярий из отрядов трикладид и поликладид имеется до нескольких сотен глаз, лежащих по краям или по всей спинной стороне. Глаза могут располагаться в покровном эпителии, но чаще они лежат в паренхиме (рис. 199). Наибольшей сложности достигает устройство глаз у некоторых поликладид и трикладид. Их глаза характеризуются большим числом и правильностью расположения входящих в их состав клеток.

Что касается выделительной системы, то низшие (например, бескишечные) турбеллярии не имеют протонефридиев. Расположение экскреторных пор и характер ветвления протонефридиальных стволов у остальных турбеллярий

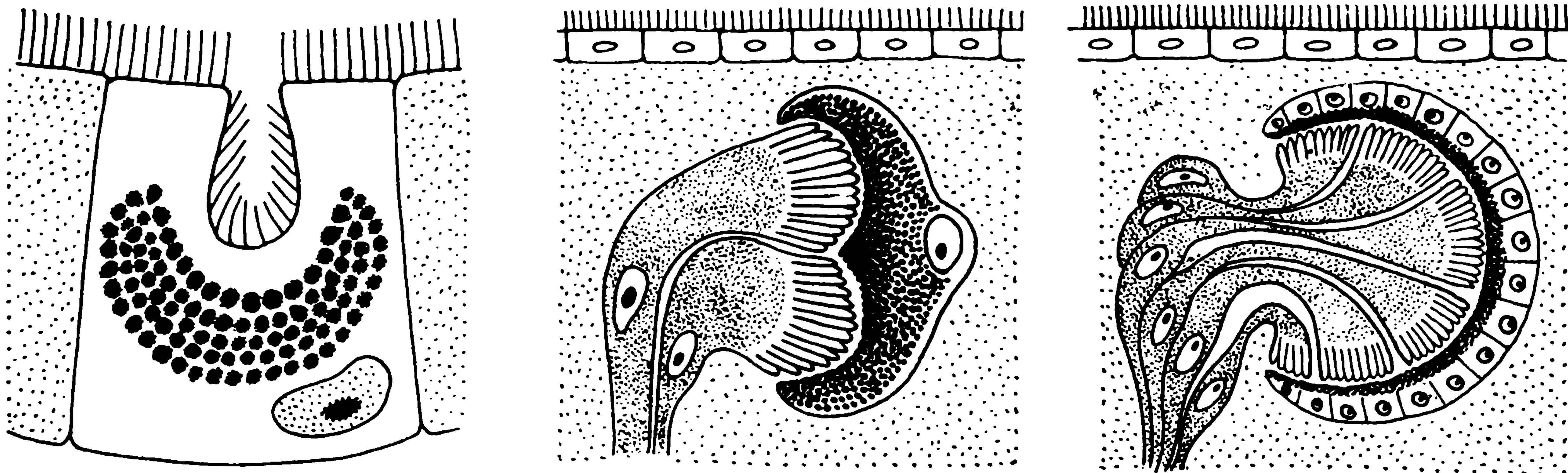
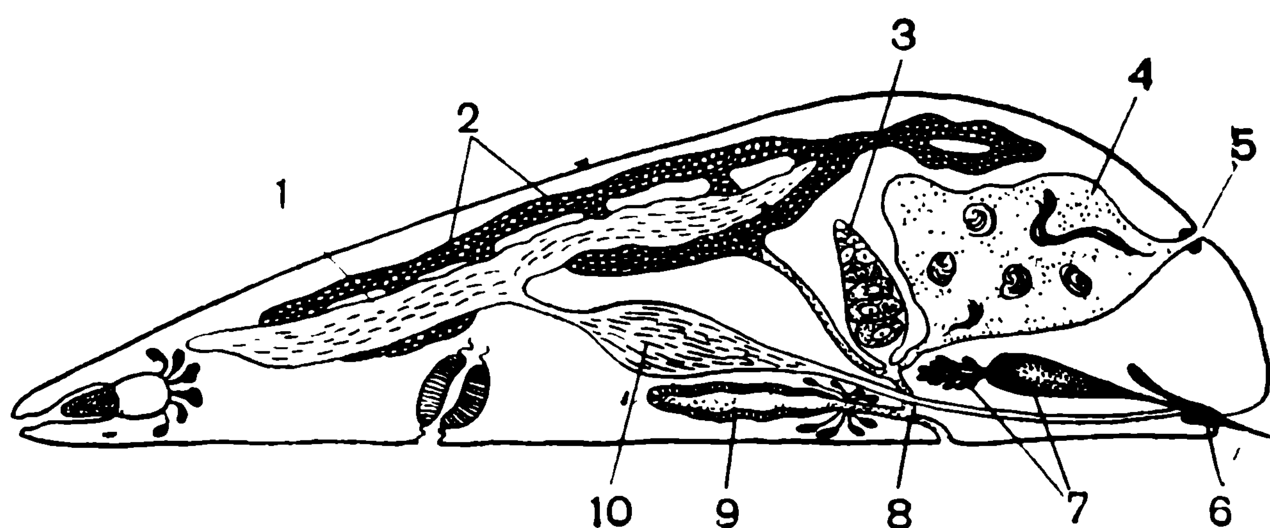


Рис. 199. Строение глаз у турбеллярий.
Три показанные варианта различаются по положению глаз и числу образующих их клеток.

могут различаться очень значительно, но в принципе протонефридии всегда устроены сходно.

Размножение. Половая система турбеллярий наиболее разнообразна по строению. У ряда бескишечных турбеллярий развивающиеся мужские и женские половые клетки лежат вперемежку в паренхиме небольшими группами. Половых протоков у них нет. Совокупительный орган может представлять собой лишь неглубокое вворачивание покровов, к которому спермии попадают по лакунам в паренхиме (рис. 197). Яйца выводятся во внешнюю среду через временный разрыв в стенке тела (у некоторых видов, вероятно, через рот). У более эволюционно продвинутых турбеллярий формирующиеся половые клетки оказываются собранными в компактные группы — мужские (семенники) и женские (яичники) половые железы, отграниченные от паренхимы особой оболочкой. В мужской половой системе возникают сложные совокупительные органы различного строения, к которым сперма поступает из семенников по специальным каналам — семепроводам. Совокупительные органы обычно снабжены семенными пузырями, где сперма накапливается перед спариванием, и простатическими железами, секрет которых изливается в организм партнера по спариванию вместе со спермой. Нередко в совокупительном органе формируются и кутикулярные образования, облегчающие спаривание. Их строение обычно различается даже у близких видов и поэтому имеет большое значение в систематике турбеллярий. В женской половой системе формируются совокупительные сумки, или бурсы (органы, куда сперма попадает после копуляции), семеприемники (органы хранения спермы), иногда также специальные образования для переваривания излишков спермы. Все они формируются либо на особых вагинальных протоках, предназначенных только для спермы, поступающей в организм при спаривании, либо непосредственно на женском половом канале, по которому выводятся из организма яйца. Образование сложных яиц также может проходить либо непосредственно в женском половом канале, либо в особом органе — матке. Один из примеров строения сложной половой системы показан на рисунке 200, но у разных турбеллярий она может быть очень различной в деталях. Исключительно важное преобразование в половой системе — возникновение желточных клеток и сложных яиц, о которых говорилось выше, при характеристике строения плоских червей. Именно по этому признаку, как мы знаем, турбеллярий и разделяют на два подкласса. Наибольшей сложности различные системы органов достигают по большей части у Neoophora, обладающих желточниками и сложным яйцом. Примитивные особенности, напротив, сохраняются преимущественно у архоофорных турбеллярий.

Рис. 200. Половая система гиратрикса (Gyratrix hermaphroditus):
1 — семенник; *2* — желточник; *3* — яичник; *4* — совокупительная сумка; *5* — вагинальное отверстие; *6* — кутикулярный стилет совокупительного органа; *7* — пузырь простатического секрета и простатические железы; *8* — женский половой канал; *9* — матка; *10* — семенной пузырь.



ОТРЯД БЕСКИШЕЧНЫЕ ТУРБЕЛЛЯРИИ (ACOELA)

Бескишечные турбеллярии — обычно мелкие (около 1 мм) черви со статоцистом на переднем конце тела. Anaperus sulcatus из Каспийского моря, достигающий длины 1,2 см, может считаться среди них гигантом. Обитают бескишечные турбеллярии почти исключительно в море, населяя как литораль, так и сублиторальную зону. Среди морских турбеллярий бескишечные — многочисленная группа. Ряд видов бескишечных турбеллярий живет в интерстициали — узких пространствах между песчинками, поэтому мелкие размеры тела — один из путей приспособления к такому образу жизни. Обитатели илистого грунта нередко имеют уплощенное тело и относительно большие размеры, что помогает им оставаться на поверхности субстрата. Несколько видов ведут планктонный образ жизни. Среди них следует упомянуть род *гаплодискус* (Haplodiscus). Необычная для бескишечных турбеллярий дисковидная форма тела этих червей (рис. 201) способствует парению в толще воды.

Многие виды бескишечных турбеллярий питаются одноклеточными диатомовыми водорослями, другие ведут хищный образ жизни и могут нападать на относительно крупную добычу (турбеллярий других видов, различных червей и рачков). Например, Oxyposthia praedator, живущая в дальневосточных морях СССР, питается в основном турбелляриями. На переднем конце тела *оксипостии* располагаются многочисленные чувствительные щетинки. Как только добыча касается их, оксипостия стремительно схватывает ее передним концом тела. Кожные железы выделяют особый секрет, убивающий жертву, и червь заглатывает ее.

Хищный образ жизни ведет и одна из наиболее известных бескишечных турбеллярий — *конволюта* (Convoluta convoluta, рис. 202), широко распространенная на североатлантических побережьях Европы. У этой крупной (длиной до 3—4 мм) турбеллярии боковые края тела подогнуты к его середине, так что по виду червь напоминает кулек для конфет. Обитает конволюта на водорослях. Ползая, червь оставляет за собой слизевую нить. Поскольку конволюты живут большими скоплениями, из таких нитей постепенно образуется сложная сеть. Черви способны прикрепляться к слизевой сети, кроме того, к ней, по-видимому, прилипают различные мелкие животные, которые служат конволютам пищей. Столкнувшись с будущей жертвой, животное охватывает ее передним концом своего кульковидного тела, прижимает к субстрату и заглатывает.

Конволюты обладают и еще одной интересной особенностью. У большинства бескишечных турбеллярий тело прозрачное, а конволюта имеет буроватую окраску, которую обусловливают содержащиеся в паренхиме червя симбиотические одноклеточные водоросли. Такие водоросли есть и у некоторых других бескишечных турбеллярий, например у планктонных *гаплодискусов* (рис. 201). Они используют продукты обмена червя (углекислый газ и соединения азота), конволюта же получает от них образующиеся в процессе фотосинтеза кислород и органические вещества. У другого вида конволют — Convoluta roscoffensis устанавливается еще более тесная связь с симбиотическими водорослями. Этот вид обитает на песчаных пляжах атлантического побережья Европы. В прилив и ночью животные находятся в толще грунта, но когда отлив приходится на дневное время, они поднимаются на поверхность песка. При этом конволюты образуют скопления, имеющие вид крупных зеленоватых пятен на поверхности грунта. Биологический смысл описанных миграций понятен: животные максимально используют солнечное освещение и создают наиболее благоприятные условия для фотосинтеза одноклеточных водорослей. Дело в том, что взрослые черви этого вида вообще не питаются. Все необходимое для жизнедеятельности они получают от симбиотических водорослей. Однако только что вылупившиеся из яйца конволюты лишены симбионтов. Они активно питаются и, съев одноклеточные водоросли определенного вида, заражаются ими. Если этого не происходит, рост червя останавливается. Заражению способствуют и сами водоросли, скапливаясь в складках конволют. Еще дальше заходит взаимосвязь с симбиотическими водо-

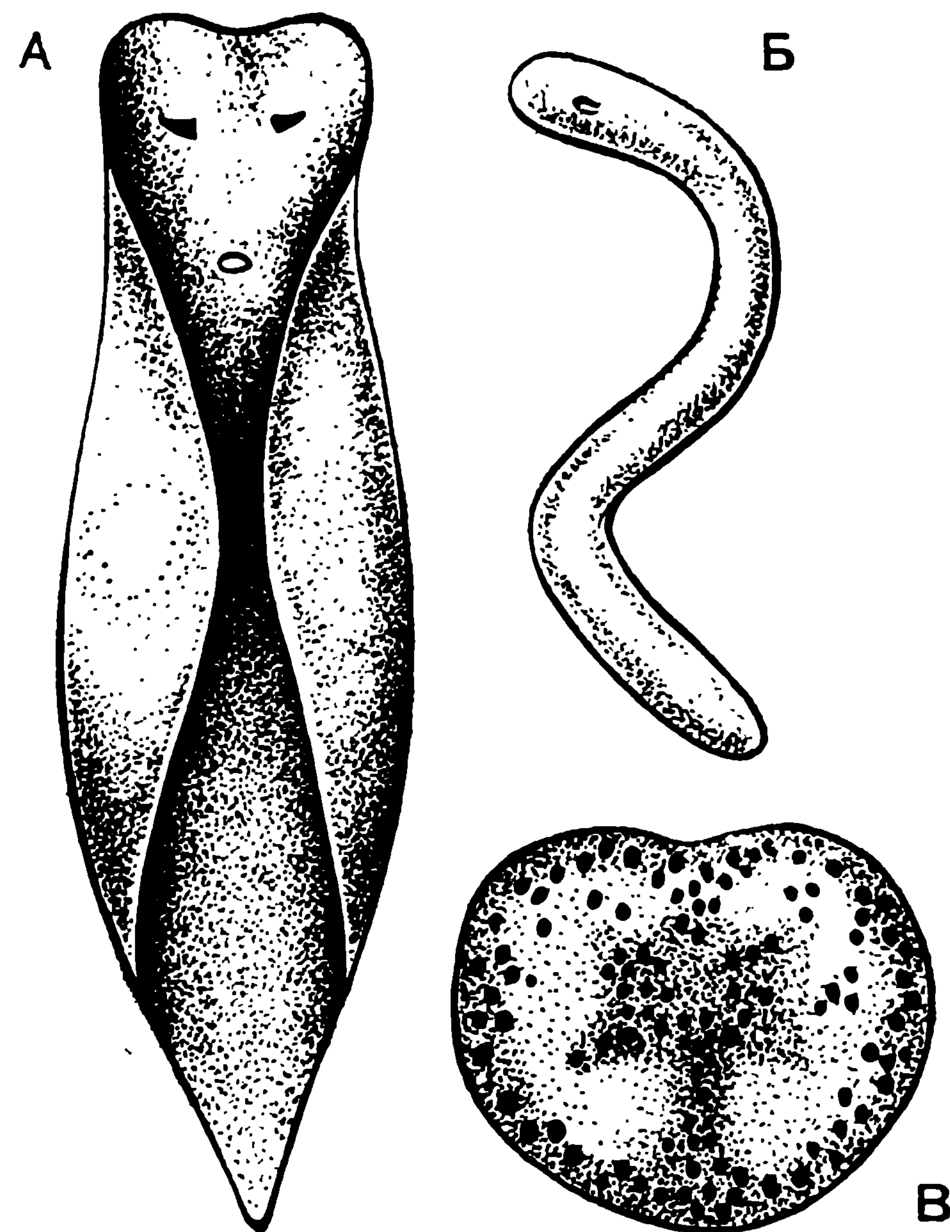


Рис. 201. Бескишечные турбеллярии:
А — конволюта (Convoluta convoluta); *Б* — соленофиломорфа (Solenofilomorpha langissima); *В* — гаплодискус (Haplodiscus piger).

рослями у Achoerus caspius из Каспийского моря. У этого вида выходящие из яйца черви уже снабжены симбионтами, так как они проникают из материнского организма еще в цитоплазму яйца.

Своеобразным образом жизни отличается среди бескишечных турбеллярий семейство *соленофиломорфид* (Solenofilomorphidae). Свежая морская вода, насыщенная кислородом, постоянно промывает только верхний слой грунта на дне моря. Глубже образуется черный, насыщенный сероводородом слой песка. В воде, содержащей значительное количество сероводорода, обычные организмы жить не могут, так как он вредно действует на животных. Тем не менее некоторые животные все-таки приспособились и к обитанию в этих условиях. Важную составную часть населения и составляют здесь соленофиломорфиды — бескишечные турбеллярии с длинным и тонким телом (рис. 201).

ОТРЯД КАТЕНУЛИДЫ (CATENULIDA)

Представители отряда *катенулид* — мелкие черви с расположенной на переднем конце тела простой глоткой, нередко со статоцистом и мерцательными ямками (рис. 202). Они отличаются также непарным протонефридием и необычным для турбеллярий расположением совокупительного органа на спинной стороне передней части тела.

Живут катенулиды преимущественно в пресных водах. Представителей этой группы легко найти среди водорослей, среди зарослей полуводного мха-сфагнума и в различных других местообитаниях. Питаются они различными мелкими животными, например инфузориями и коловратками. Одна из интересных особенностей пресноводных катенулид заключается в их способности к бесполому размножению поперечным делением. В средней части тела червя постепенно начинает формироваться передний конец нового животного. У многих видов следующее деление начинается еще до того, как особи предыдущего поколения отделятся друг от друга, поэтому размножающиеся бесполым путем животные часто представляют собой цепочки из 4—16 формирующихся червей. В теплое время года размножение у пресноводных катенулид происходит только бесполым путем. При понижении температуры воды развиваются половые железы и животные откладывают яйца, из которых весной появляются молодые черви. Однако если содержать катенулид в аквариуме при достаточно высокой температуре, они могут годами поддерживать численность исключительно делением. Способность к половому размножению при этом обычно утрачивается вовсе.

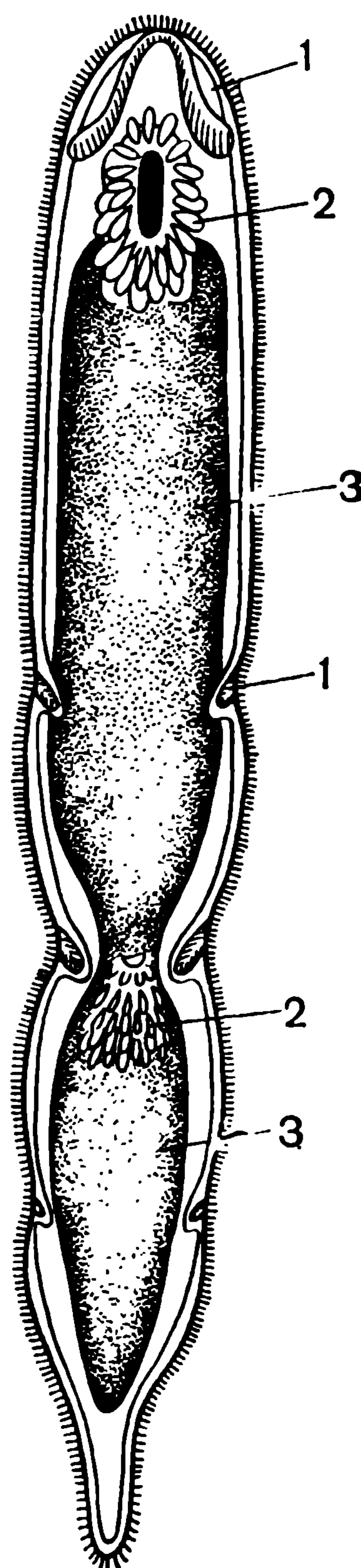


Рис. 202. Стеностомум (Stenostomum tenuicauda): *1* — мерцательные ямки; *2* — глотка; *3* — кишка.

Относительно недавно в отряде катенулид обнаружены и морские представители — *ретронектиды* (Retronectidae). Они не способны к бесполому размножению и обитают преимущественно в черном сероводородном слое песка.

ОТРЯД МАКРОСТОМИДЫ (MACROSTOMIDA)

Турбеллярии, принадлежащие к этому отряду, подобно катенулидам, обладают ротовым отверстием вблизи переднего конца тела и простой глоткой. Однако, как и у большинства ресничных червей, протонефридии у *макростомид* парные, а совокупительный орган располагается на брюшной стороне тела. Обычно он снабжен кутикулярным стилетом, иногда очень сложной формы.

Макростомиды широко распространены и в море, и в пресноводных водоемах. Различные виды рода Macrostomum, как и многие другие обитатели интерстициальных пространств, имеют прикрепительную лопасть—несколько расширенный задний конец тела, обильно снабженный железами с клейким секретом (рис. 203). Виды рода Microstomum способны к бесполому размножению, которое происходит у них, как и у катенулид, поперечным делением. В пресноводных водоемах Европы широко распространен Microstomum eineare (рис. 203), в теплое время года образующий цепочки из 8—16 особей. Осенью микростомумы переходят к половому размножению. Питаются черви этого вида самыми различными животными — мелкими червями, рачками. Поедают они и пресноводных полипов — гидр. Поразительно, что стрекательные капсулы последних не перевариваются и не разрушаются в кишке червя, а в полной сохранности попадают в его покровный эпителий, сохраняя способность выстреливать стрекательную нить. Такие стрекательные капсулы называются к л е п т о к н и д а м и («украденными» стрекательными капсулами). Клептокниды встречаются в животном мире у организмов, питающихся кишечнополостными, например у голожаберных моллюсков, и используются для защиты от хищников. Своеобразная особенность микростомума состоит в том, что для него гидры служат в основном источником клептокнид, имея лишь второстепенное значение как пищевой объект. Специальные опыты показали, что микростомумы

охотно едят гидр, если клептокнид в покровах мало. Если же их достаточно, черви предпочитают другую добычу, при ловле которой клептокниды и используются.

По строению к микростомумам близок также морской род *алаурин* (Alaurina), принадлежащий к немногочисленным среди турбеллярий планктонным формам. В отличие от бескишечных турбеллярий рода Haplodiscus, о которых говорилось выше, алаурины сохраняют червеобразное тело, а парение в толще воды облегчается у них благодаря обильному развитию щетинковидных пучков ресничек (рис. 203).

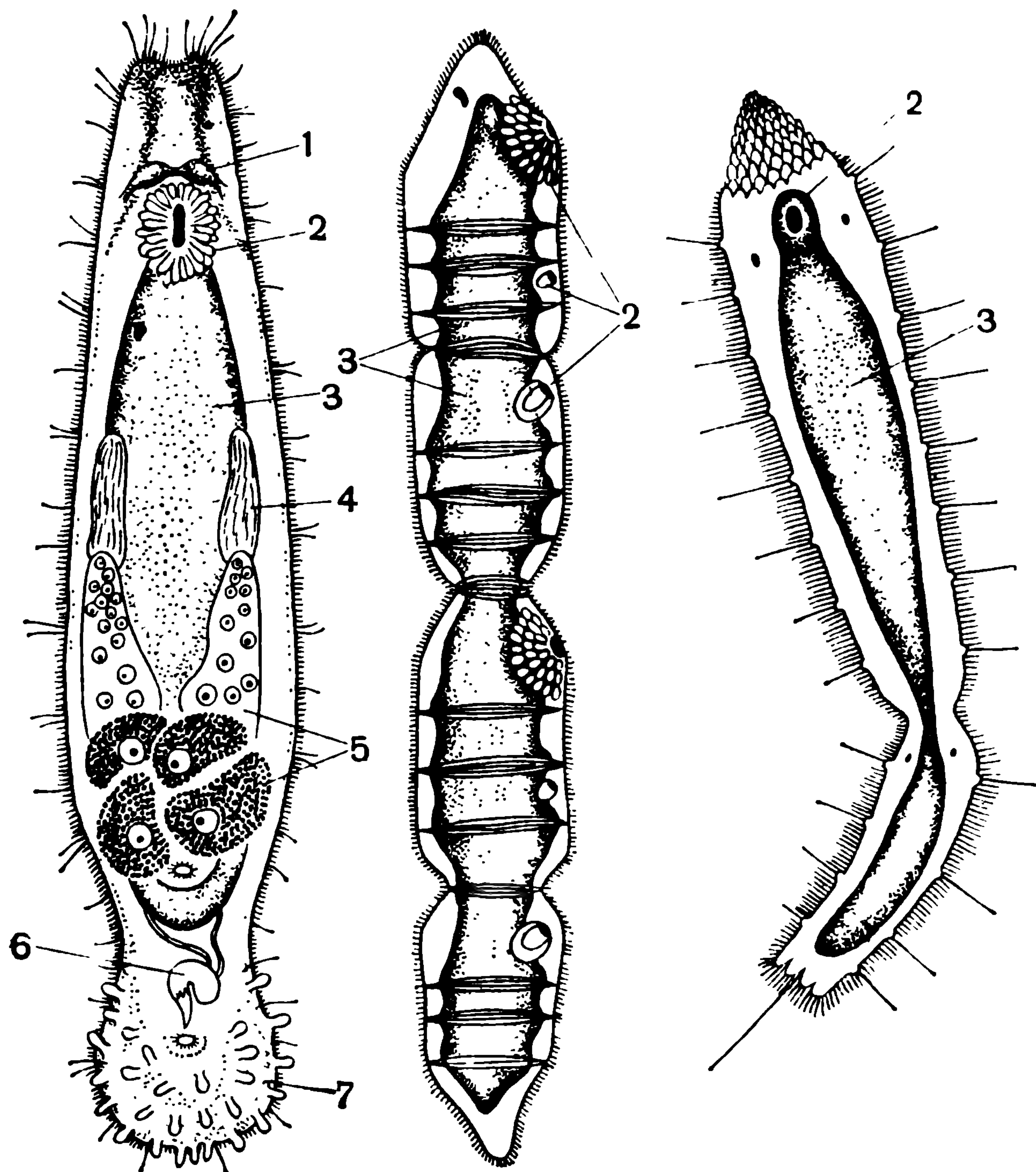


Рис. 203. Представители отряда макростомид:

слева направо — макростомум (Macrostomum appendiculatum); микростомум (Microstomum cineare); алаурина (Alaurina prolifera); *1* — мозг; *2* — глотка; *3* — кишка; *4* — семенник; *5* — яичник; *6* — совокупительный орган; *7* — прикрепительная лопасть.

ОТРЯД ПОЛИКЛАДИДЫ (POLYCLADIDA)

К отряду *поликладид* принадлежат довольно крупные турбеллярии размером от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Все они имеют уплощенное тело, в большинстве случаев широкое, и нередко яркую окраску (цв. табл. 5). Увеличение размеров и особенно необычная форма тела наложили существенный отпечаток на всю организацию этих животных: в ней появились черты радиальной симметрии относительно дорсо-вентральной (спинно-брюшной) оси. Сильнее всего это проявляется в строении кишки, из-за которой отряд и получил название (от греч. «многоветвистые»), и нервной системы (рис. 204). Яичники и семенники представлены у поликладид многочисленными мелкими железами (рис. 204). Часть поликладид (подотряд Cotylea) имеет присоску, расположенную позади женского полового отверстия, у других (подотряд Acotylea) ее нет. Статоцист у поликладид отсутствует, зато глаз у них всегда несколько или очень много. У многих поликладид на переднем конце тела имеется пара небольших щупалец. Глотка складчатая, обычного строения или вытянутая вдоль тела в виде щели, что позволяет червям захватывать ею относительно крупную добычу.

В связи с крупными размерами тела реснички уже не могут полностью обеспечить передвижение червей, поэтому при ползании поликладиды используют также хорошо развитую кожную мускулатуру. Многие поликладиды могут плавать, волнообразно изгибая края тела, которые играют роль своеобразных плавников. Способность к плаванию обусловила переход относительно большого числа видов этого отряда к жизни в толще воды. Пелагические поликладиды встречаются в океане до глубины почти 1000 м.

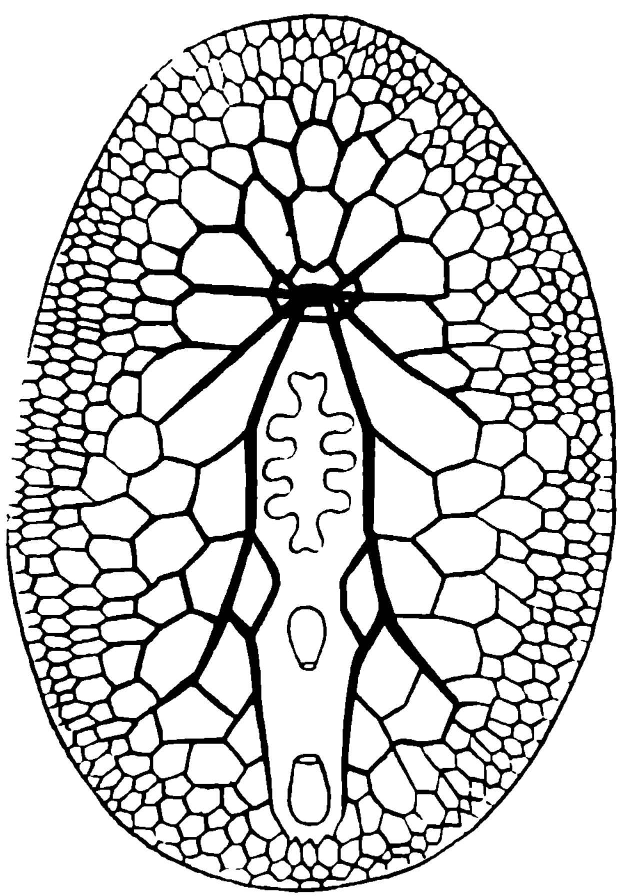
В отличие от всех других турбеллярий, многие поликладиды имеют планктонную м ю л л е р о в с к у ю личинку (рис. 205), названную так в честь открывшего ее ученого И. Мюллера. От молодых турбеллярий других отрядов мюллеровская личинка отличается наличием лопастевидных выростов, усаженных длинными ресничками. Эти образования делают ее более приспособленной к планктонному образу жизни.

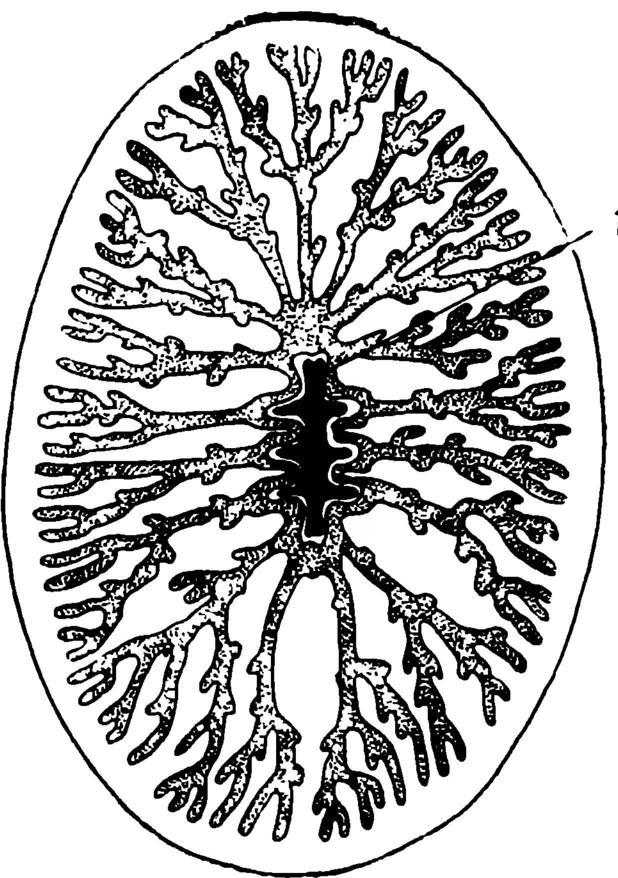
Поликладиды живут только в море (в пресной воде обитает лишь один вид, найденный на о. Борнео). Представители этого отряда встречаются по всему Мировому океану, но более обильно представлены в теплых и тропических водах.

ОТРЯД ПРОСЕРИАТЫ (PROSERIATA)

Большинство *просериат* — червеобразные турбеллярии с длинным и тонким телом размером в несколько миллиметров. Представители этого отряда обладают статоцистом, длинной неразветвленной кишкой, складчатой глоткой в средней или задней части тела и обычно прикрепительной лопастью на его заднем конце (рис. 206).

Просериаты обитают в море и представляют собой одну из ведущих по численности групп в морской фауне турбеллярий. Нередко они в огромных количествах встречаются на илистом грунте и среди водорослей, но особенно обильны представители этого отряда на песчаной литорали морей. Тонкое тело позволяет им легко пробираться между песчинками. На уровне уреза воды на песчаных пляжах, подвергающихся сильному действию при-





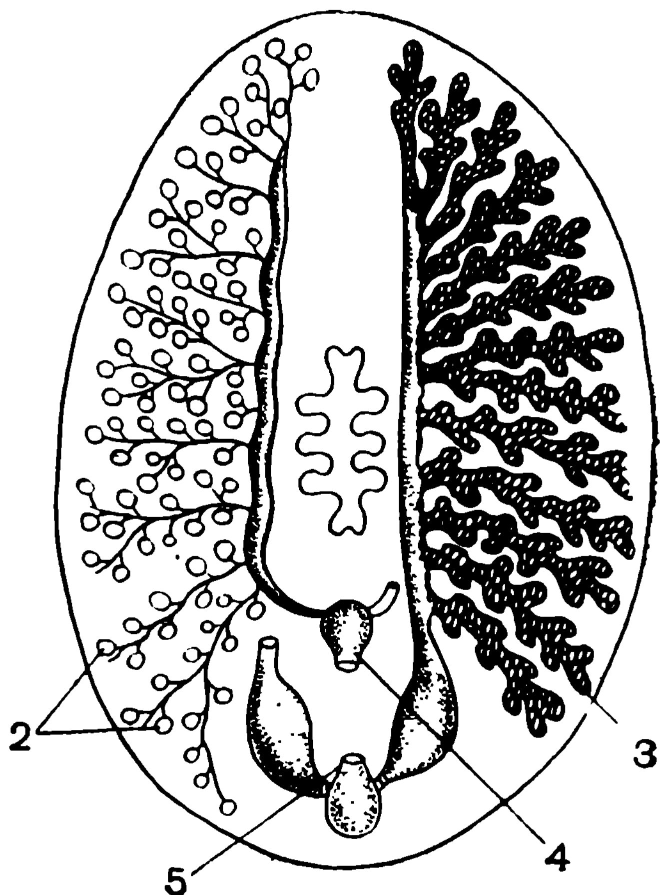


Рис. 204. Строение нервной (*вверху*), пищеварительной (*в центре*) и половой (*внизу*) систем поликладид:

1 — глотка; 2 — семенники; 3 — яичники; 4 — совокупительный орган; 5 — женское половое отверстие.

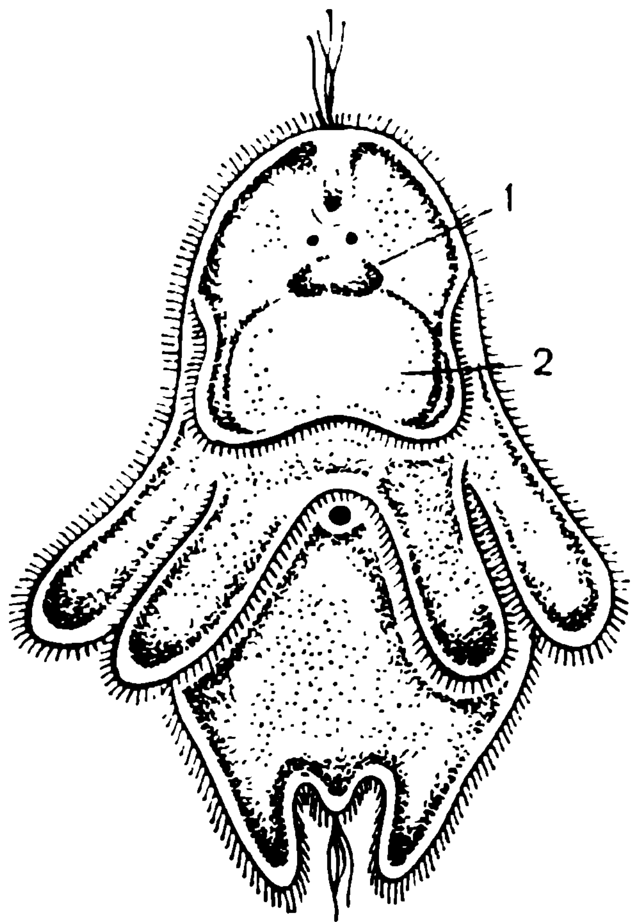
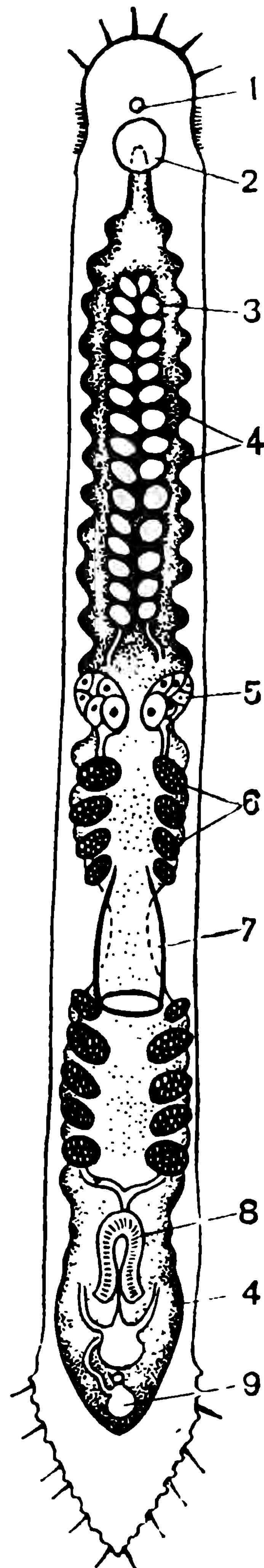


Рис. 205. Мюллеровская личинка:

1 — мозг, 2 — кишка.



боя, обычно можно различить полосу крупного песка, постоянно перемешиваемого волнами. Жить здесь способны немногие животные; лучше всего приспособлены к этой среде обитания просериатные турбеллярии из семейства *отопланид* (Otoplanidae). Они отличаются тем, что реснички сохраняются у них только на брюшной стороне тела. Исследователи фауны Балтийского моря даже назвали этот биотоп о т о п л а н о в о й з о н о й.

ОТРЯД ТРИКЛАДИДЫ, ИЛИ ПЛАНАРИИ (TRICLADIDA)

Общая характеристика. *Трикладиды* по строению очень близки к рассмотренному ранее отряду просериат, но не имеют ни статоциста, ни прикрепительной лопасти. Тело у трикладид обычно плоское и широкое, длина его от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров. Как и у поликладид, увеличение размеров тела вызвало у трикладид заметные изменения во внутреннем строении. У них усилилось развитие мускулатуры, протонефридиальная система стала сетевидной и приобрела множество дополнительных экскреторных пор, кишка образует много мелких разветвлений. Однако строение трикладид осталось двусторонне-симметричным (рис. 207). В частности, кишка образует у них три главные ветви: переднюю и две задние, из-за чего отряд и получил название «трикладиды» (от греч. «трехветвистые»).

Морские трикладиды. Наиболее примитивные трикладиды обитают в море, это относительно мелкие животные (около 1 см и меньше). Поселяются они преимущественно на литорали, на каменистом грунте. Многие виды переносят значительное опреснение. Так, Procerodes littoralis — обычный обитатель протекающих по литорали пресных ручейков на побережьях морей Северной Атлантики.

Пресноводные трикладиды. В пресных водах трикладиды, напротив, распространены очень широко. Различные их виды обитают в ручьях и реках, прудах и озерах, а также в подземных водоемах. Из представителей этой группы можно назвать, например, *молочно-белую планарию* (Dendrocoelum lacteum) и *черную многоглазку* (Polycelis nigra), которых легко найти в различных водоемах Европейской части СССР. Черные многоглазки — небольшие черви длиной до 1,2 см черной окраски с многочисленными глазами, расположенными по краю передней части тела

Рис. 206. Ботриомолюс (Bothriomolus balticus) — представитель просериат из семейства отопланид:

1 — статоцист; 2 — мозг; 3 — семенники; 4 — кишка; 5 — яичник; 6 — желточники; 7 — глотка; 8 — совокупительный орган; 9 — совокупительная сумка.

(рис. 208). Молочно-белые планарии имеют более крупные размеры (до 2,5 см). сквозь покровы у них нередко просвечивает темное содержимое кишки (рис. 208).

Образ жизни пресноводных трикладид изучен гораздо лучше, чем других турбеллярий, и характеризуется интересными особенностями. Посредством ресничек и брюшной мускулатуры они способны ползти по субстрату со скоростью около 7 см/мин. Потревоженные черви могут передвигаться и другим способом: они приклеиваются к субстрату задним концом тела, вытягиваются, прикрепляются передним концом и, сокращаясь, подтягивают тело вперед. Такому способу передвижения способствуют имеющиеся у ряда видов прикрепительные органы на переднем конце тела. В естественных условиях оба способа движения сочетаются в зависимости от обстановки и характера субстрата.

Относительно высокая скорость передвижения очень важна для трикладид, так как все они — хищники. Пресноводным планариям пищей служат малощетинковые черви, мелкие моллюски и членистоногие (рис. 209). Некоторые из них нападают преимущественно на раненых животных, другие предпочитают активную добычу. Разыскивать пищу им помогают хеморецепторы, в частности широко распространенные у трикладид аурикулярные органы — мерцательные ямки на переднем конце тела. Прикрепившись к жертве передним концом тела и обвившись вокруг нее, черви обильно выделяют слизь, которая помогает им удержать добычу. Иногда вокруг одной и той же жертвы обвиваются сразу несколько червей, даже относящихся к разным видам. Планарии могут поедать довольно крупных животных, например *водяных осликов*. В отличие от многих турбеллярий, заглатывающих добычу, которая едва ли не превышает их по размеру, трикладиды не глотают добычу целиком. Их длинная глотка проникает под покровы жертвы и разрушает ее ткани, чему способствует выделяемый железами глотки секрет (рис. 209). После этого пища всасывается, и от жертвы остается только пустая раковина или панцирь. Такой способ питания позволяет объяснить, казалось бы, совершенно непонятную особенность — многоглоточность, характерную для некоторых видов трикладид (рис. 210).

Наряду с половым размножением многие пресноводные трикладиды способны размножаться бесполо, поперечным делением. Особенно характерно бесполое размножение для обитателей проточных водоемов с быстро текущей водой, но встречается не только у них. Некоторые популяции размножаются исключительно делением. Пресноводные трикладиды одних видов (например, молочно-белая планария) живут только год и умирают, отложив коконы, другие (в част-

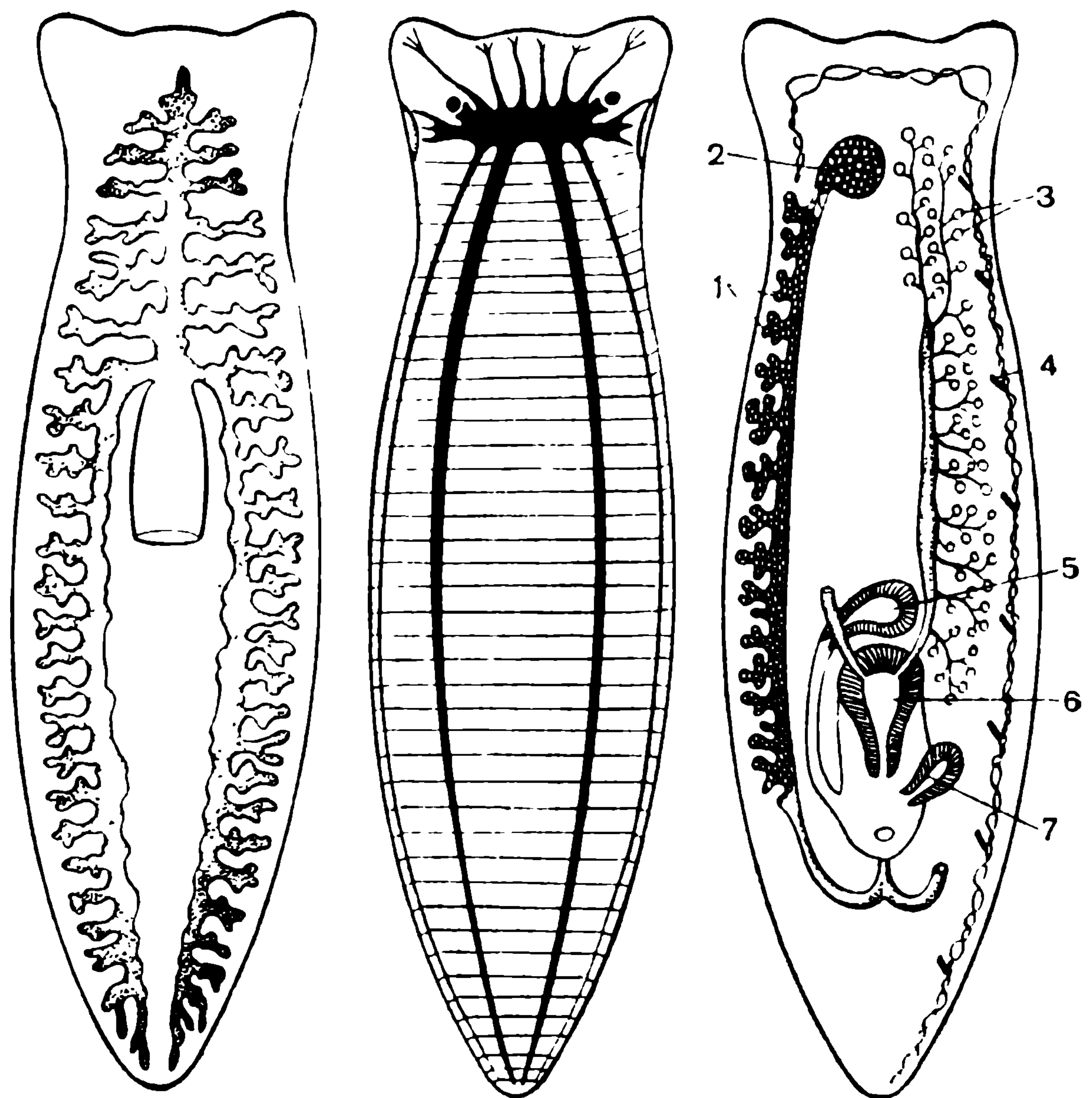
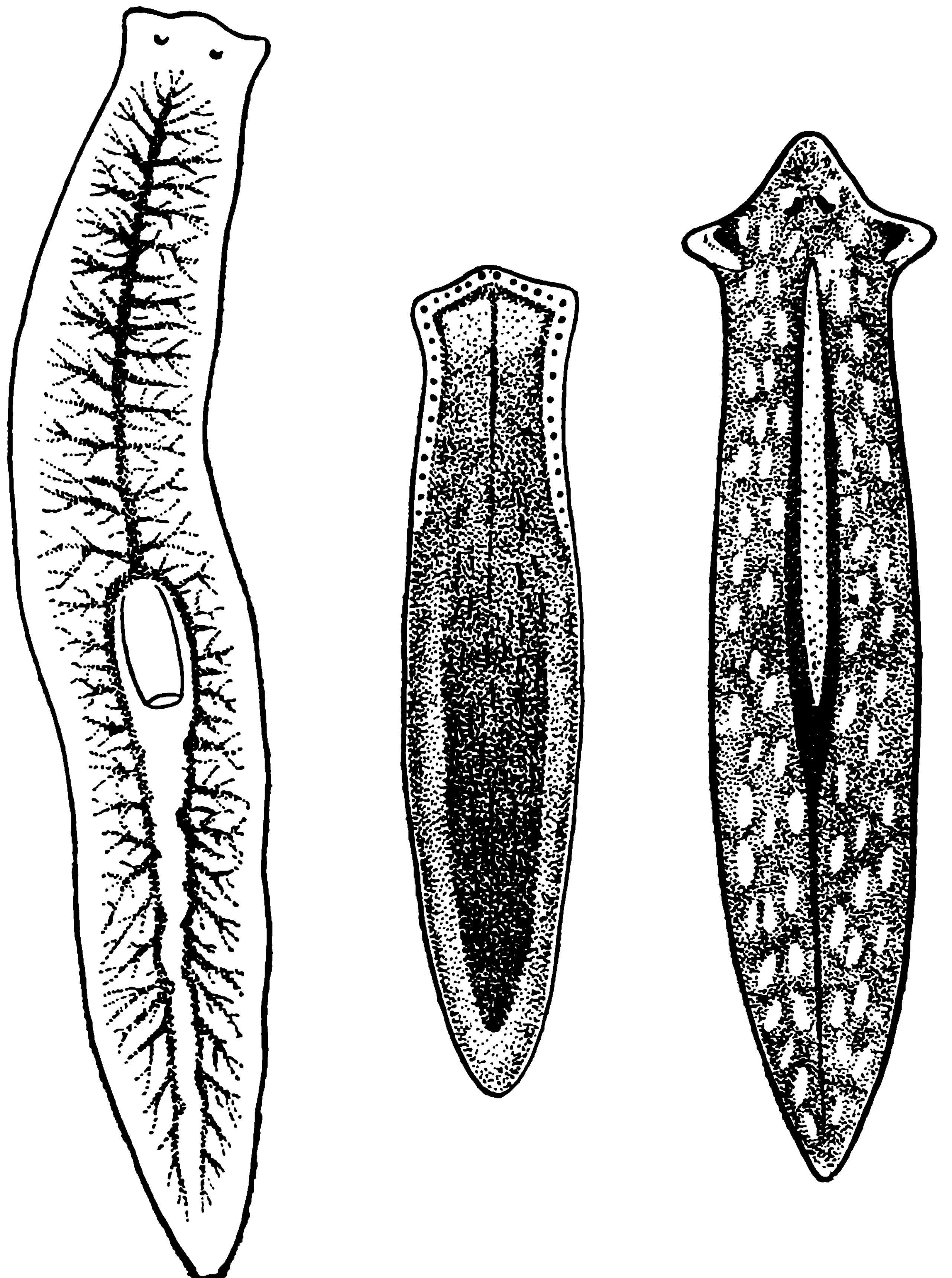


Рис. 207. Строение трикладид.

Пищеварительная система (*слева*); нервная система (*в центре*); половая и протонефридиальная системы (*справа*): *1* — желточники; *2* — яичник; *3* — семенники; *4* — экскреторные поры; *5* — совокупительная сумка; *6* — совокупительный орган; *7* — дополнительный мускулистый железистый орган — аденодактиль.

Рис. 208. Пресноводные трикладиды:

слева направо — молочно-белая планария (Dendrocoelum lacteum); черная многоглазка (Polycelis nigra); дугезия (Dugesia tigrina).



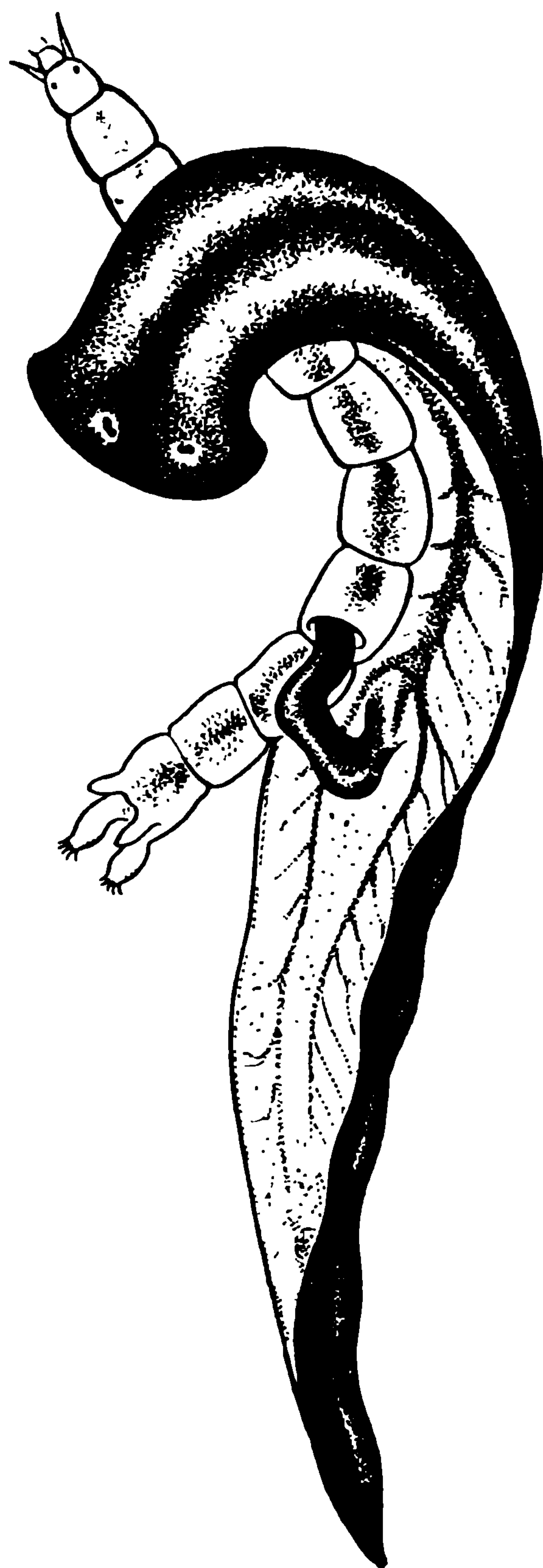


Рис. 209. Дугезия (Dugesia polychroa), поедающая личинку звонца (сем. Chironomidae).

ности, черная многоглазка) способны жить несколько лет. В природе длительность их жизни составляет, по-видимому, 2—3 года, но в лабораторных условиях она может быть гораздо больше. Один из исследователей содержал в аквариуме пресноводных трикладид вида Dugesia benazii в течение 17 лет (после чего они утеряли способность к половому размножению и стали размножаться делением).

Бесполое размножение трикладид связано с их высокой способностью к регенерации. У Dugesia tigrina (излюбленный объект для лабораторных исследований планарий) нормальный червячок может сформироваться из кусочка, составляющего лишь около 1/300 объема животного, причем после того как регенерация началась, нормальные червячки могут образоваться и после разрезания этого кусочка еще на 3—5 частей. С высокой регенерационной способностью связана и еще одна особенность пресноводных трикладид, имеющая важное значение для их существования в природных условиях: эти животные обладают необыкновенной способностью переносить голод. В экспериментальных условиях они могут жить без пищи целый год и даже дольше. При голодании черви постепенно уменьшаются в размере, но остаются живыми, даже когда их объем уменьшается примерно в 300 раз. Строение червей при этом очень упрощается, они начинают напоминать только что вылупившихся из кокона червячков. Однако если дать возможность питаться, они вновь превращаются в половозрелых животных нормального размера.

Планарии способны к образованию простейших условных рефлексов. Если на червей одновременно воздействовать, например, вспышками света и электрическим током, вызывающим сокращение животных, то через некоторое число повторений свет начнет вызывать сокращение и без действия тока. При разрезании планарий поперек и их последующей регенерации условные рефлексы сохраняются у обоих получающихся червей. Наконец, по мнению некоторых исследователей, если «необученным» планариям скормить «обученных», то особые вещества передадут им приобретенный рефлекс.

Заканчивая разговор о пресноводных трикладидах, скажем несколько слов о представителях этой группы, обитающих в озере Байкал. Пресноводные планарии — эндемические животные этого удивительного озера. Они населяют Байкал от его прибрежной зоны до максимальных глубин (более 1000 м). Есть здесь и мелкие формы, длиной менее 0,5 см, и настоящие гиганты вроде Baicaloplana valida, достигающей в вытянутом состоянии длины 30—40 см. В Байкале найдено более 30 видов трикладид.

Наземные трикладиды. Кроме морских и пресноводных форм, в рассматриваемый отряд входит очень многочисленная по числу видов группа наземных планарий. Как и все животные, приспособившиеся к жизни на суше, наземные трикладиды должны защищаться от высыхания: тело у них обычно гораздо менее плоское, чем у водных представителей отряда, что уменьшает его поверхность. Отчасти этих животных от высыхания защищает и выделяемая покровами слизь. Однако эффективность таких приспособлений невелика, поэтому живут наземные планарии исключительно во влажных местообитаниях и должны прятаться от прямого солнечного освещения в почве, под корой или просто в тени.

Переход к наземному образу жизни оказал влияние и на способность передвижения наземных трикладид. Как правило, реснички сохраняются у них только на брюшной стороне тела, которая обычно образует уплощенную ползательную подошву, а в движении существенную роль играет мускулатура. На рисунке 211 показано, как передвигается небольшая наземная планария *ринходемус* (Rhynchodemus sylvaticus). По телу червя спереди назад проходят волны мышечного сокращения, в результате которых образуются мышечные валики — м и о п о д и и. Сами миоподии могут быть неподвижны относительно субстрата, и тогда ползущий благодаря биению ресничек червь оставляет за собой

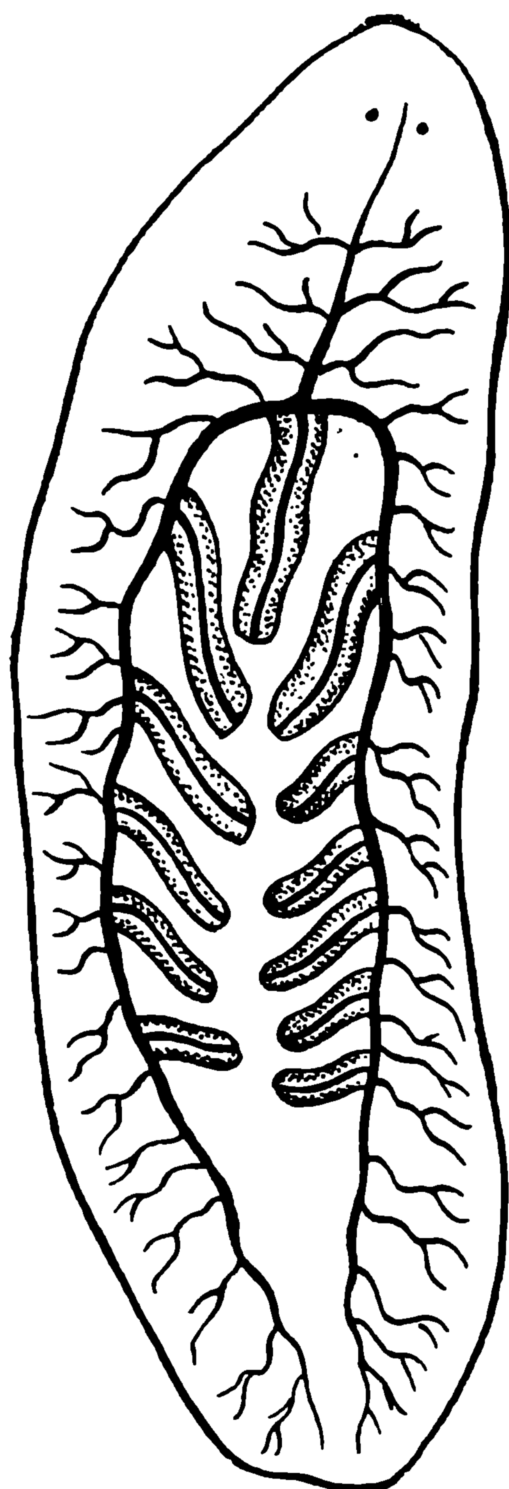


Рис. 210. Фагоката (Phagocata gracilis) — планария с несколькими глотками.

слизевый след в виде отдельных пятен. Таким образом достигается экономия слизи, что особенно важно в связи с наземным образом жизни. Вместе с тем наземным планариям свойственно и чисто мышечное движение за счет перистальтических сокращений мускулатуры (как у дождевых червей) или боковых изгибаний тела, а также обычное ресничное скольжение на всей поверхности ползательной подошвы. Благодаря вязкости слизи многие наземные планарии легко ползут вверх по наклонной плоскости и даже по вертикальной поверхности. При необходимости спуститься вниз они выделяют густую слизь, которая растягивается в нить (рис. 211).

Питаются наземные трикладиды так же, как и пресноводные (но, естественно, наземными или почвенными животными). Есть среди них и многоглоточная форма: у Digonopyla harmeri число глоток доходит до 100, а число ротовых отверстий — до 60.

Наиболее распространены наземные трикладиды во влажных лесах тропической и субтропической зон. Многие из обитающих там видов имеют яркую окраску и очень крупные размеры. Длина тела 15—30 см обычна для них, а максимальный известный размер достигает 60 см. Многие тропические наземные планарии способны взбираться на деревья. Их можно найти на ветвях или, например, в пазухах листьев крупнолиственных деревьев и кустарников (пальм, банана и др.). Южноамериканские *геобии* (Geobia subterranea) обитают в почве. Они ведут примерно такой же образ жизни, как дождевые черви, напоминают земляных червей по внешнему виду и питаются преимущественно дождевыми червями. В умеренной зоне наземные планарии представлены преимущественно семейством *ринходемид* (Rhynchodemidae). В Центральной Европе довольно широко распространена *микроплана* (Microplana terrestris) — относительно мелкий червь длиной до 2,5 см. Животные этого вида обитают в слое разлагающихся опавших листьев в широколиственных лесах, а также в пойменных лесах и заболоченных ольшаниках. Червей можно найти, например, под камнями или бревнами. На север ринходемиды проникают вплоть до Скандинавии и Канады, но в районах с континентальным климатом (как на значительной части территории СССР) они не встречаются.

В последнее время благодаря интенсивной перевозке растений из одних стран в другие многие наземные трикладиды попадают в оранжереи и ботанические сады, а затем акклиматизируются в далеких от их родины местах. Такой пример дает один из видов *бипалиумов* (Bipalium kewense) — крупный (до 25 см и более), ярко окрашенный червь с расширенным, как и у всех представителей рода, передним концом тела (рис. 211). Родина этого вида, вероятно, Индо-Китайский полуостров, но в настоящее время он распространен во всех районах с теплым климатом. Так же легко распространяются человеком и некоторые пресноводные планарии. Почти по всей Европе встречается завезенная из Северной Америки *дугезия* (Dugesia tigrina, рис. 208). В озеро Лох-Несс занесена *фагоката* — Phagocata woodworthi (повидимому, с американским научным оборудованием, предназначенным для поисков якобы обитающей там гигантской рептилии); из Европы в Америку попала Dugesia polychroa.

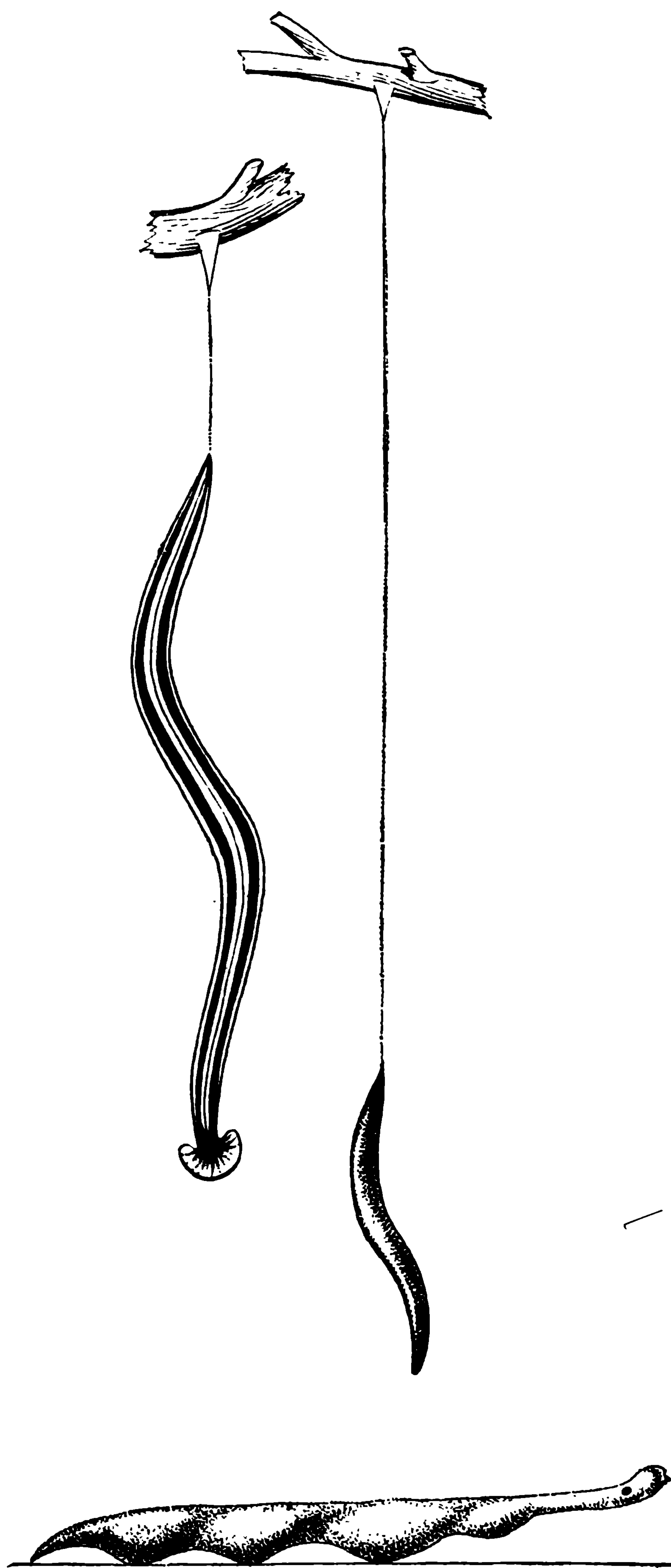


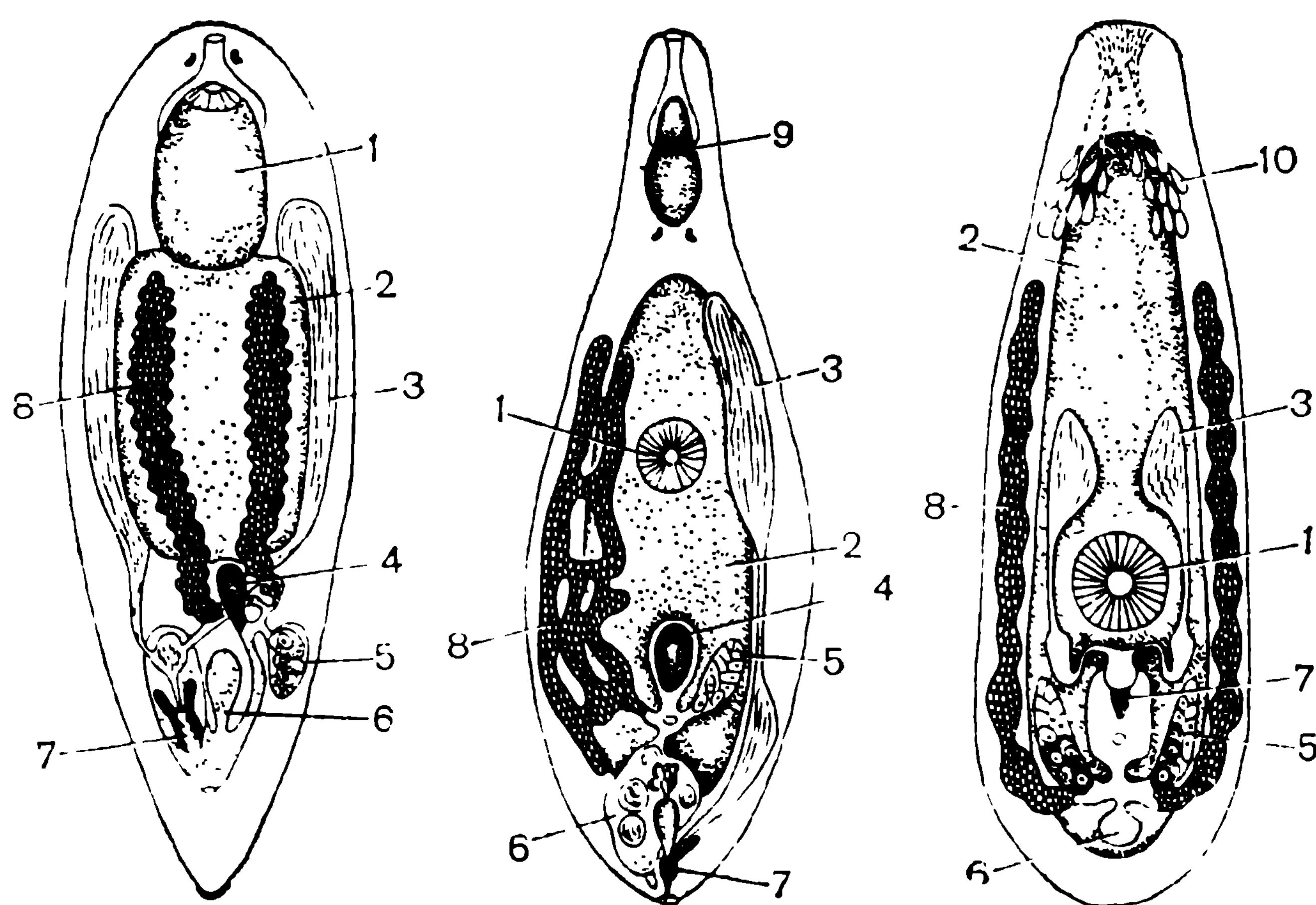
Рис. 211. Спускающиеся по слизевой нити бипалиум (Bipalium kewense, *слева вверху*); микроплана (Microplana terrestris, *справа вверху*) и ползущий ринходемус (Rhynchodemus sylvaticus, *внизу*).

ОТРЯД ПРЯМОКИШЕЧНЫЕ ТУРБЕЛЛЯРИИ (NEORHABDOCOELA)

Прямокишечные турбеллярии обычно имеют небольшие размеры (до 2—3 мм). Наиболее характерная особенность этой группы — глотка массивного типа. У одних представителей отряда (подотряд *тифлопланоидные*, Typhloplanoida) глотка короткая и широкая, направлена на брюшную сторону тела, у других (подотряд *далиеллиоидные*, Dalyellioida) — длинная и направленная вперед. Представители третьего подотряда (*хоботковые турбеллярии*, Kalyptorhynchia) имеют на переднем конце тела выдвигающийся хоботок (рис. 212).

В подотряде далиеллиоидных есть виды, питающиеся диатомовыми водорослями, но большинство прямокишечных турбеллярий — хищники. Они поедают круглых и малощетинковых червей, коловраток, мелких членистоногих, турбеллярий других видов. Далиеллиоидные турбеллярии захватывают добычу непосредственно глоткой, у хоботковых турбеллярий эту роль выполняет хоботок. У части представителей этого подотряда хоботок раздвоен, и при ловле добычи черви действуют им как пинцетом. У других, например у обычного в наших морях вида Macrorhynchus crocea, хоботок конической формы. При столкновении с добычей (рачком) хоботок вытягивается и кончик его приклеивается к панцирю жертвы. Затем червь присасывается к ней влагалищем хоботка. Хоботковые железы выделяют вещество, размягчающее хитин, и энергичные движения хоботка постепенно проламывают его. Затем червь вводит в образовавшееся отверстие глотку и начинает питаться. Как и у трикладид, после того как один червь уже напал на жертву, к нему могут присоединиться и другие. Тифлопланоидным турбелляриям удержать крупную добычу помогают железы с рабдитным секретом, которые обычно обильно развиты у них на переднем конце тела. Остальное довершает глотка. Мелкую добычу черви проглатывают целиком, крупную постепенно высасывают.

Рис. 212. Прямокишечные турбеллярии:
слева направо — далиеллия (Dalyellia viridis, подотряд Dalyellioida); гиратрикс (Gyratrix hermaphroditus, подотряд Kalyptorhynchia); коронхельмис (Coronhelmis multispinosus, подотряд Typhloplanoida); *1* — глотка; *2* — кишка; *3* — семенник; *4* — матка; *5* — яичник; *6* — совокупительная сумка; *7* — совокупительный орган; *8* — желточник; *9* — хоботок; *10* — рабдитные железы переднего конца тела.



Большинство прямокишечных турбеллярий обитает в море, где они представляют собой одну из наиболее богатых видами групп ресничных червей и поселяются в самых различных биотопах. В пресных водах прямокишечные турбеллярии также распространены очень широко, но представлены в основном двумя семействами — *тифлопланид* (Typhloplanidae) и *далиеллиид* (Dalyelliidae). Свои названия подотряды прямокишечных турбеллярий получили именно по этим семействам. Из хоботковых турбеллярий в пресной воде обитает лишь несколько видов, но один из них (Gyratrix hermaphroditus) — едва ли не самый частый представитель мелких турбеллярий во всех районах мира (рис. 212).

Еще один интересный вид турбеллярий — *мезостома* (Mesostoma ehrenbergi) из семейства тифлопланид (рис. 213). Эти животные имеют прозрачное и необычно крупное (около 1 см) для прямокишечных турбеллярий тело. Мезостомы держатся в основном на водной растительности, но они могут и плавать, резко изгибая тело, а также прикрепляться на тонкой нити слизи к поверхности воды (рис. 213). В таком положении они могут ловить добычу, захватывая ее краями тела. Как и все прямокишечные турбеллярии, мезостомы размножаются только половым путем. Они откладывают яйца двух типов. В начале периода размножения образуются так называемые летние яйца. Развитие в них начинается сразу же, вылупившийся еще в матке червь быстро растет и, в свою очередь, приступает к размножению. К концу жизни каждый червь начинает формировать зимние яйца, отличающиеся более толстой оболочкой, более крупным размером и бо́льшим количеством желтка. Развитие зародышей в них начинается лишь после периода покоя, и молодые выходят из зимних яиц только весной. Характер размножения сильно зависит от климата. Особенно ясно проявляется эта зависимость у другого вида — Mesostoma lingua. Животные этого вида обитают в самых различных водоемах, от пересыхающих луж до опресненных морских заливов, и распространены по всему северному полушарию, от Гренландии до Тропической Африки и высокогорий Тибета. В арктических районах выходящие из зимних яиц черви сразу же откладывают только зимние яйца. В более теплом климате из летних яиц успевает последовательно развиться от одного до нескольких поколений чер-

вей. Наконец, в южных районах зимние яйца вообще становятся ненужными, и черви круглый год размножаются летними яйцами, давая за год до десятка поколений.

Многие пресноводные тифлопланиды и далиеллиды приспособились к обитанию в пересыхающих водоемах, например в лужах и прудах, заполняющихся водой во время весеннего паводка, но постепенно пересыхающих летом. При высыхании воды такие турбеллярии откладывают яйца, при последующем заполнении водоема из яиц выходят молодые черви. К подобным формам относится, в частности, и показанная на рис. 212 Dalyellia viridis. Этот вид отличается также наличием в паренхиме симбиотических водорослей, которые придают животному зеленый цвет. Ряд представителей семейства тифлопланид обитает во влажном мхе, лесной подстилке, рыхлой сырой почве. Эти животные, подобно части трикладид, перешли к наземному образу жизни. Если они попадают в воду и не могут из нее выбраться, то погибают.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ТУРБЕЛЛЯРИИ

Паразитов среди турбеллярий довольно много: шесть классов плоских червей представлены паразитическими животными.

Среди турбеллярий есть виды, у которых связь с хозяином еще очень слаба. Они могут легко покидать и менять хозяина, используя его лишь как защиту от врагов. Другие турбеллярии постоянно живут на хозяине или в его кишечнике, но питаются другими обитающими тут же мелкими животными или остатками пищи хозяина. Наконец, наиболее специализированные паразитические турбеллярии используют хозяина и как источник питания. Приспособление к паразитическому образу жизни заметно отражается на строении этих животных. Реснички покровного эпителия у паразитических турбеллярий нередко частично или полностью исчезают; у видов, обитающих на поверхности тела хозяина, появляются органы прикрепления.

Паразитические виды обнаружены во многих отрядах: среди бескишечных турбеллярий, поликладид, просериат, морских трикладид и др. Хозяевами этим животным служат иглокожие, моллюски, ракообразные и даже рыбы. Однако больше всего паразитов среди прямокишечных турбеллярий. В различных органах моллюсков паразитируют виды семейства *граффиллид* (Graffillidae), в кишечнике и полости тела иглокожих (реже многощетинковых кольчатых червей и сипункулид) — представители семейства *аноплодиид* (Anoplodiidae).

Одна из наиболее интересных групп паразитических прямокишечных турбеллярий — семейство *фекампиид* (Fecampiidae). Паразитируют они в основном в полости тела морских ракообразных.

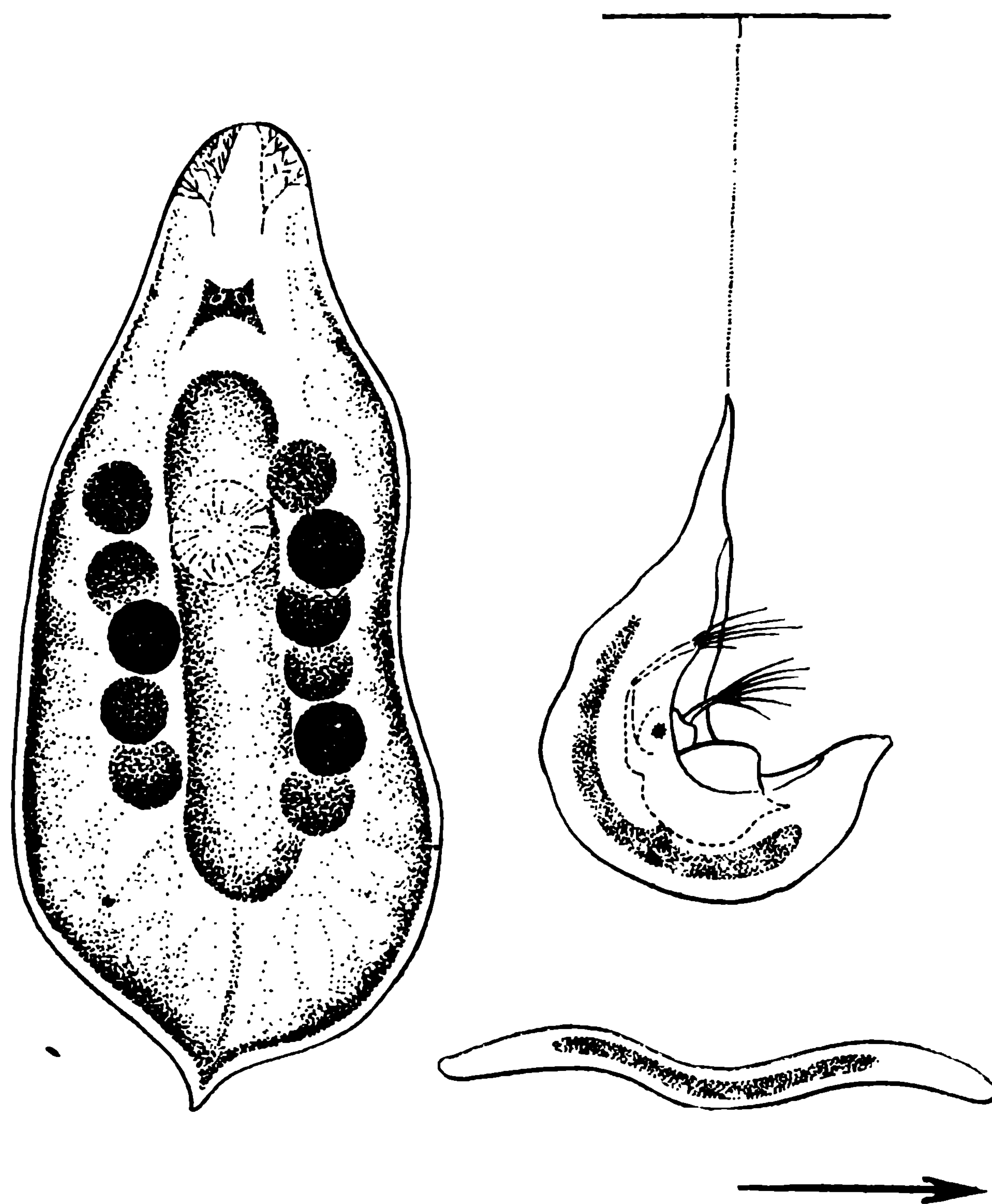


Рис. 213. Мезостома (Mesostoma ehrenbergi):

слева — внешний вид (сквозь стенку тела просвечивают мозг, глотка, кишка и темные яйца в необычно большой для турбеллярий матке); *справа* — червь, прикрепившийся на слизевой нити к пленке поверхностного натяжения и поймавший планктонного рачка); *внизу* — плывущий червь (стрелка показывает направление движения).

Питаются они веществами, поглощаемыми через покровы из полостной жидкости, поэтому пищеварительная система у этих червей отсутствует. Готовые к размножению животные покидают хозяина и опускаются на дно. Там из выделений слизистых желез вокруг тела червя образуется кокон, в который откладываются яйца. Затем взрослое животное погибает, а из яиц выходят молодые черви, снабженные парой глаз, ртом и глоткой на переднем конце тела. Встретившись с хозяином, они проникают в его полость тела. Пищеварительная система и глаза у них исчезают, начинают формироваться половые железы. Таким образом, жизненный цикл фекампиид замыкается.

По строению к прямокишечным турбелляриям близок отряд *темноцефалид* — Temnocephalida (рис. 214). Наиболее примитивные представители темноцефалид (например, Pseudograffilla arenicola) — свободноживущие хищные черви. Виды рода *дидиморхис* (Didymorchis) поселяются на жабрах южных речных раков (Parastacidae), они встречаются в Австралии и Южной Америке. По виду дидиморхисы почти не отличаются от свободноживущих турбеллярий, реснички сохраня-

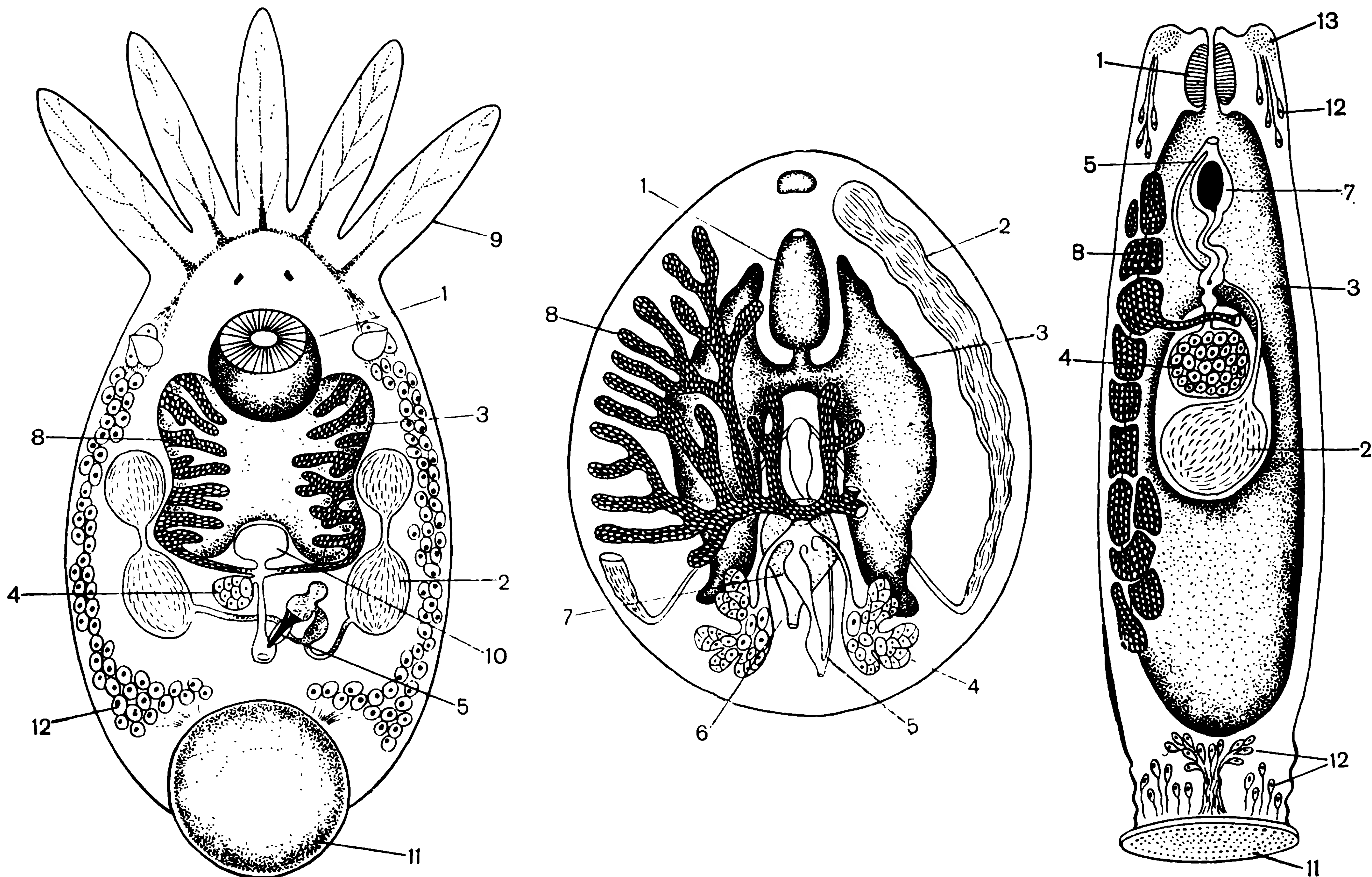
ются у них лишь на брюшной стороне тела. Питаются дидиморхисы мелкими животными, которые также живут на жабрах южных речных раков. Более специализированные представители темноцефалид, например *темноцефала* (Temnocephala), полностью теряют реснички, но приобретают присоску и щупальца на переднем конце тела, которые служат в основном для ловли добычи. Многие виды этого рода, распространенного в Австралии, Южной Америке, Южной и Юго-Восточной Азии, перешли с южных речных раков на других хозяев: крабов, моллюсков и даже водных черепах. Представители семейства *скутариеллид* (Scutariellidae) обитают на жабрах пресноводных креветок — *атиид* (Atyidae). Эта группа темноцефалид встречается в Южной Азии, а также на Кавказе и на Балканах. Азиатские виды еще не используют хозяев как источник пищи, но скутариеллиды Кавказа и Балкан, живущие в основном на пещерных креветках, питаются исключительно гемолимфой своих хозяев.

Близок по строению к прямокишечным турбелляриям и отряд *удонеллид* (Udonellida), к которому принадлежит лишь один род *удонелла* (рис. 214). Эти удлиненные черви с присоской на заднем конце тела представляют собой уникальный пример паразита, использующего двух хозяев одновременно. Удонеллиды встречаются на многих морских рыбах из надотряда окуневых, реже на хрящевых рыбах. Питаются они слизью, покрывающей кожу рыб. Однако живут удонеллиды только на рыбах, зараженных паразитическими веслоногими рачками. К панцирю этих рачков они прикрепляются присоской и только на него откладывают свои яйца. Чем объясняется столь необычный образ жизни удонеллид, пока еще не ясно. Известно, что паразитические рачки иногда временно покидают рыбу. Возможно, что благодаря этому они способствуют заражению удонеллидами новых особей-хозяев.

Заканчивая рассмотрение турбеллярий, следует сказать несколько слов о происхождении и эволюции этой группы. Проблема происхождения турбеллярий в настоящее время представляет собой один из наиболее важных и наиболее спорных во-

Рис. 214. Паразитические турбеллярии.

Слева направо — десмоте (Desmote vorax); темноцефала (Temnocephala semperi); удонелла (Udonella caligorum): *1* — глотка; *2* — семенник; *3* — кишка; *4* — яичник; *5* — совокупительный орган; *6* — совокупительная сумка; *7* — матка; *8* — желточник; *9* — щупальца; *10* — резорбтивный пузырь (орган, по которому излишки спермы и желточных клеток поступают в кишку); *11* — присоска; *12* — железистые клетки; *13* — железистые прикрепительные подушечки.



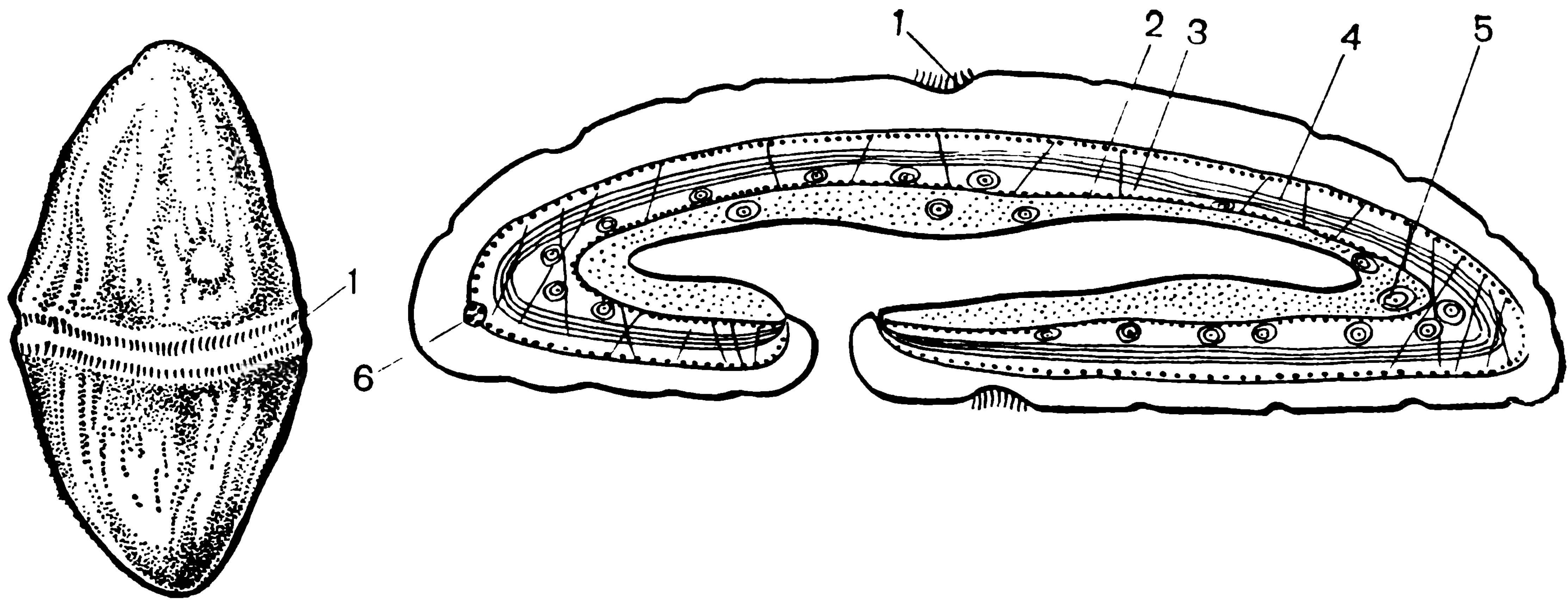


Рис. 215. Ксенотурбелла (Xenoturbella bocki).

Внешний вид (*слева*); строение на продольном разрезе (*справа*): *1* — кольцевая ресничная бороздка; *2* — кишечный эпителий; *3* — паренхима; *4* — кожно-мышечный мешок; *5* — яйца; *6* — статоцист.

просов зоологии, от решения которого существенно зависят наши представления о путях эволюционного развития животного мира в целом. Ряд исследователей считает, что турбеллярии произошли от более продвинутых многоклеточных в результате вторичного упрощения, но эта точка зрения противоречит многим особенностям строения и эмбрионального развития ресничных червей. Более обоснованно мнение, что предками турбеллярий были фагоцителлообразные животные, напоминавшие по строению личинок губок и кишечнополостных. Сторонники этой точки зрения находят подтверждение своих взглядов прежде всего в строении бескишечных турбеллярий, у которых еще не вполне сформировались настоящие ткани и даже зародышевые листки не полностью обособились друг от друга. Совершенствование организации проходило у разных турбеллярий с разной скоростью и в различных направлениях, что обусловило удивительное разнообразие строения представителей этого класса животных. Одним из наиболее важных событий в эволюции турбеллярий было появление сложных яиц и желточных клеток, т. е. группы Neoophora, к которой, в частности, принадлежат наиболее продвинутые отряды трикладид и прямокишечных турбеллярий. С последним отрядом и связаны по происхождению представители всех паразитических классов плоских червей, унаследовавшие от прямокишечных турбеллярий сложное яйцо, глотку массивного типа и некоторые другие особенности строения.

КЛАСС КСЕНОТУРБЕЛЛИДЫ (XENOTURBELLIDA)

Класс *ксенотурбеллид* включает лишь один вид — Xenoturbella bocki. Первые сведения об этом своеобразном животном были опубликованы лишь в 1949 г. шведским зоологом Вестбладом. Ксенотурбелла — довольно крупный (до 2—3 см длиной) червь с желтовато-белой окраской (рис. 215). Снаружи тело ее покрыто ресничным эпителием. Под базальной мембраной эпителия лежат кольцевые и продольные мышечные волокна, образующие вместе с ним типичный кожно-мышечный мешок. Между кожно-мышечным мешком и стенкой кишки располагается неширокий, но совершенно ясно выраженный слой паренхимы. Ротовое отверстие находится в средней части тела и непосредственно ведет в обширную мешковидную кишку, стенка которой окружена тонкой сетью мышечных волокон. Нервная система имеет плексусное строение и лежит у базальной части покровного эпителия. На переднем конце тела, также в покровном эпителии, располагается статоцист с 10—40 статолитами. Выраженного мозгового ганглия найдено не было. Кроме статоциста, органами чувств служат, по-видимому, пара мерцательных желобков, лежащих по бокам тела в передней его половине, и кольцевая мерцательная бороздка, расположенная позади рта. Протонефридиальной системы у Xenoturbella нет. Сперматозоиды, имеющие типичное для многоклеточных животных строение, и яйцеклетки рассеяны в паренхиме. Зрелые яйца через кишечный эпителий попадают в полость кишки и, по-видимому, выводятся наружу через рот. Более ничего о размножении ксенотурбеллид не известно. Обитает ксенотурбелла в море на глубине 40—100 м, на илистом грунте.

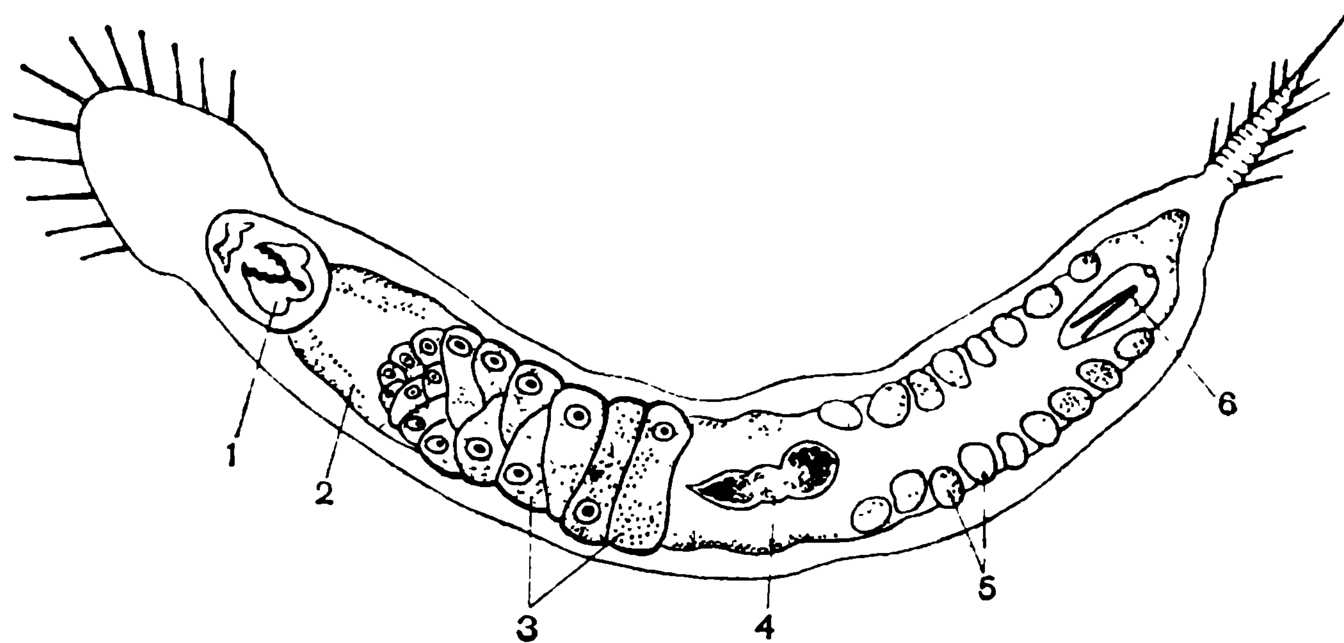
Недостаточная изученность этой своеобразной группы животных не позволяет с полной уверенностью судить о ее происхождении. По строению ксенотурбеллиды более всего напоминают низших турбеллярий. Отсутствие совокупительного органа, свойственного всем остальным плоским червям, не мешает сближать с ними ксенотурбеллид, поскольку у части бескишечных турбеллярий и гнатостомулид совокупительный орган имеет очень простое строение. Поэтому чаще всего ксенотурбеллид зоологи рассматривают как класс типа плоских червей или даже как отряд класса турбеллярий. Существует также мнение, что ксенотурбеллиды вообще не родственны плоским червям, но оно менее убедительно.

КЛАСС ГНАТОСТОМУЛИДЫ (GNATHOSTOMULIDA)

Гнатостомулиды — небольшие черви размером 0,3—0,5 мм, нередко с обособленной «головкой» и хвостом (рис. 216). В отличие от турбеллярий, покровный эпителий у гнатостомулид жгутиковый — каждая его клетка несет только одну ресничку. Кожная мускулатура образована кольцевыми волокнами, лежащими под базальной мембраной эпителия, и несколькими парными пучками поперечно-полосатых продольных мышечных волокон. Паренхима развита слабо.

Ротовое отверстие располагается вблизи переднего конца тела. Глотка снабжена парой твердых кутикуляризованных челюстей, из-за которых группа и получила свое название (от греч. «челюсти» и «рот»). Перед глоткой располагается кутикуляризованная базальная пластинка, посредством которой эти животные соскребывают с поверхности субстрата пищу: одноклеточные сине-зеленые водоросли, кусочки гифов грибов, бактерий. Кишка мешковидная, слепо замкнутая. Нервная система изучена недостаточно. Известно, что в ее состав входят мозговой ганглий и продольные нервные стволы. Органы чувств представлены главным образом одножгутиковыми сенсиллами, которые, соединяясь в группы, могут формировать чувствительные щетинки. Глаз ни один из известных видов гнатостомулид не имеет. Очень примитивное строение сохраняет протонефридиальная система. Она образована многочисленными отдельными протонефридиями, расположенными двумя рядами по бокам тела. Каждый из них состоит только из двух клеток: одна представляет собой о д н о ж г у т и к о в ы й ц и р т о ц и т, другая образует п р о т о н е ф р и д и а л ь н ы й к а н а л.

Рис. 216. Гнатостомула (Gnathostomula paradoxa):
1 — глотка с кутикулярными челюстями; 2 — кишка; 3 — яичники; 4 — семенная сумка; 5 — семенники; 6 — совокупительный орган.



Древние особенности сохраняются и в половой системе гнатостомулид. У более примитивных представителей этой группы (отряд Filospermoida) совокупительный орган представлен мужским половым отверстием, лишь окруженным железистыми клетками. Спермии у них в основном сохраняют типичное для многоклеточных животных строение, при копуляции они вводятся в тело партнера через покровы. У других гнатостомулид (отряд Bursovaginoida) образуются более или менее сложные совокупительные органы, нередко с кутикулярным вооружением. Спермии у них сильно видоизменены и при спаривании вводятся через отверстие на спинной стороне тела в особую семенную сумку. Семяпроводы и женские выводные протоки у всех гнатостомулид отсутствуют. Яйца претерпевают типичное спиральное дробление, по окончании эмбрионального развития из них выходит червячок, отличающийся от взрослого животного в основном недоразвитием органов чувств, половой системы и глоточного аппарата.

Гнатостомулиды распространены по всему Мировому океану, живут они только в море. К настоящему времени описано более 80 видов, но их число, вероятно, больше. Большинство гнатостомулид обитает в слое песка, содержащем значительные количества сероводорода. В некоторых биотопах, где содержание сероводорода велико даже на поверхности грунта, эти животные — одна из основных групп населения среди мелких беспозвоночных.

Строение гнатостомулид соответствует уровню организации плоских червей, а примитивные особенности, сохраняющиеся у всех или некоторых представителей этой группы, позволяют видеть в гнатостомулидах животных, произошедших от общих предков с наиболее примитивными турбелляриями. По мнению многих зоологов, гнатостомулиды могут представлять собой группу, близ-

кую к предкам первичнополостных червей *гастротрих* и *нематод*, т. е. они занимают как бы промежуточное положение между первичнополостными и плоскими червями. На этом основании гнатостомулид нередко рассматривают как отдельный тип животных.

КЛАСС ТРЕМАТОДЫ, ИЛИ СОСАЛЬЩИКИ (TREMATODA = DIGENEA)

Трематоды — паразитический класс плоских червей. Сохраняя все основные признаки типа, они характеризуются специфическими особенностями, которые обусловлены их эндопаразитическим образом жизни. Прежде всего это наличие специальных органов прикрепления — присосок и замена ресничного эпителия лишенным ресничек тегументом.

Пищеварительная система трематод, как правило, развита хорошо, но имеется тенденция к ее рудиментации и исчезновению. Одновременно с этим приобретает особо важное значение способность трематод к восприятию пищевых веществ извне, через покровы. Как и другие паразитические организмы, трематоды разных поколений производят огромное количество яиц и личинок. Трематодам присуща также тенденция к живорождению, полностью осуществленная на некоторых этапах их жизненного цикла.

Жизненный цикл трематод. Сам по себе жизненный цикл трематод, связанный с чередованием поколений, совершенно не свойствен свободноживущим плоским червям и возник в ходе эволюции, как следствие перехода этой группы к паразитизму.

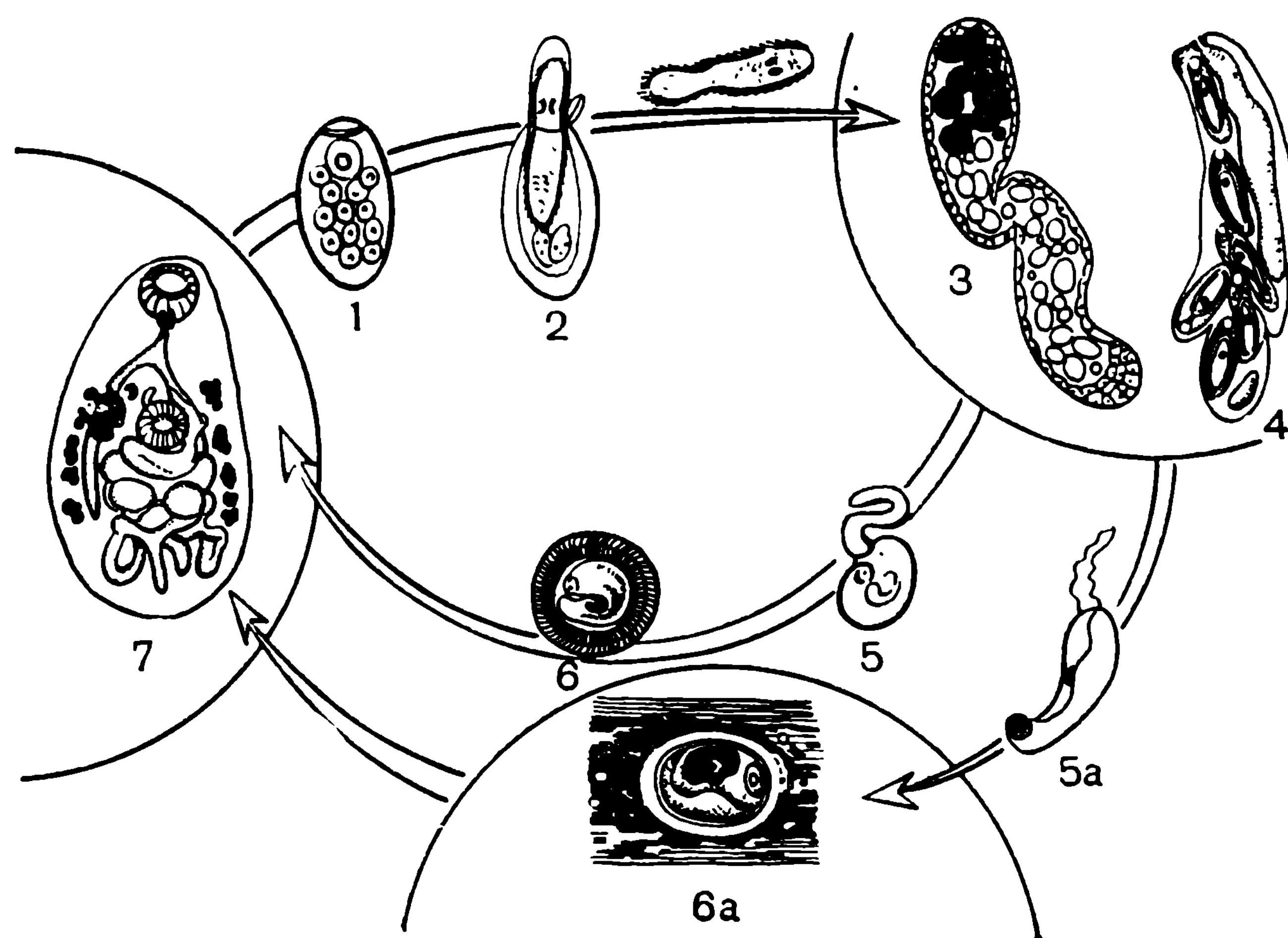
Жизненный цикл трематод представляет собой одно из самых удивительных явлений живой природы. Он очень сложен, проходит с участием нескольких хозяев, сопровождается чередованием поколений и сменой паразитических и свободноживущих фаз развития (рис. 217).

Половозрелая гермафродитная особь — марита паразитирует во внутренних органах позвоночных животных. Откладываемые ею яйца выводятся из организма хозяина во внешнюю среду. Это сложные яйца (с. 253), под плотной скорлупкой которых находится не только яйцеклетка, но и множество желточных клеток, поставляющих необходимые развивающемуся зародышу питательные вещества. В типичном случае яйцо для завершения своего развития должно попасть в воду, и там из него выходит подвижная личинка — мирацидий. За время короткой жизни эта личинка должна проникнуть в первого промежуточного хозяина — моллюска определенного вида, в котором претерпевает превращение (метаморфоз), связанное с упрощением организации. В результате развивается половозрелая фаза — материнская спороциста. Это очень просто устроенный организм, чаще всего мешковидной формы, способный к размножению путем партеногенеза (с. 23). Партеногенетические яйца материнской спороцисты, обычно называемые генеративными или зародышевыми клетками, дробятся без оплодотворения и дают начало новому, дочернему поколению — редиям. Последние, покидая материнский организм, активно ползают между органами моллюска хозяина. Обычно они обосновываются в его кровеносных лакунах (кровеносная система моллюсков не замкнута) или в пищеварительной железе. Редии, как и материнские спороцисты, размножаются только партеногенетически, отрождая либо новые поколения редий, либо своеобразных хвостатых церкарий, которые представляют собой личинок гермафродитного поколения трематод (мариты). Редии устроены сложнее, чем материнские спороцисты, так как имеют хорошо развитую пищеварительную систему, представленную мускулистой глоткой и кишечником.

Второе партеногенетическое поколение — обязательное звено в жизнен-

Рис. 217. Схема жизненного цикла трематод:

1 — сложное яйцо во внешней среде; 2 — вылупление мирацидия и внедрение его в первого промежуточного хозяина — моллюска; 3 — материнская спороциста; 4 — редия; 5 — церкария во внешней среде; 5а — церкария, внедряющаяся во второго промежуточного хозяина (другой вариант хода цикла); 6 — адолескария; 6а — метацеркария в тканях хозяина; 7 — марита в дефинитивном хозяине.



ПОДПИСИ ПОД ЦВЕТНЫМИ ТАБЛИЦАМИ 31—38

Таблица 31. Распространение рифообразующих кораллов в Мировом океане:

1 — поциллопора (Pocillopora);
2 — тридакофиллия (Tridacophyllia):
3 — павона (Pavona);
4 — порит (Porites);
5 — акропора (Acropora);
6 — грибовидный коралл (Fungia);
7 — турбинария (Turbinaria);
8 — фавия (Favia).

Таблица 32. Коралловый остров:

1 — вид кораллового острова с моря;
2 — песчаная коса кораллового острова;
3 — берег кораллового острова.

Таблица 33. Лагуна кораллового атолла:

1 — отлогая внутренняя стенка лагуны;
2 — дно лагуны.

Таблица 34. Строение риф-флэта (рифовой отмели):

1 — внутренний участок риф-флэта во время отлива. Большая часть колоний обсыхает;
2 — средний участок риф-флэта во время прилива. Здесь преобладают небольшие листовидные и округлые формы колоний;
3 — наружный участок риф-флэта у гребня рифа. Преобладают колонии округлой формы;
4 — гребень рифа. Массивные и шаровидные колонии, способные противостоять натиску прибоя.

Таблица 35. Рифообразующие мадрепоровые кораллы на внешней (обращенной к морю) стороне рифа:

1 — участок пологого внешнего склона рифа. На пологом склоне кораллы обра уют единую платформу;
2 — участок крутого склона рифа. Кораллы здесь располагаются ярусами;
3,4 — разные участки внешнего склона рифа.

Таблица 36. Колонии мадрепоровых кораллов на внутреннем склоне рифа:

1 — характерные для внутреннего склона рифа мелкие ячеистые колонии акропоры (Acropora);
2 — типичное для внутренней части рифа скопление мелких шаровидных колоний (Porites) и разных видов акропор;
3 — отдельные угнетенные пластинчатые колонии акропоры на песчаном дне у основания рифа.

Таблица 37. Многообразие форм колоний рифообразующих мадрепоровых кораллов рода Acropora:

1 — древовидная колония Acropora formosa;
2 — колония «оленьи рога» Acropora sp.;
3 — похожая на округлую подушку колония Acropora sp.;
4 — грибовидная колония Acropora prostrata и плоская колония A. hyacynthus *(внизу)*;
5 — кустистая колония кораллов Acropora aspera;
6 — полипы коралла Acropora tenuis с выпущенными щупальцами.

Таблица 38. Представители различных групп мадрепоровых кораллов, формы их колоний:

1 — ветвистая колония поциллопоры (Pocillopora);
2 — пластинчатая колония эхинопоры (Echinopora);
3 — шаровидная колония фавииды (сем. Faviidae);
4 — массивная колония желтого порита (Porites lutea);
5 — округлая колония фавита (Favites);
6 — колония гониастреи (Goniastrea).

Таблица 31. Распространение рифообразующих кораллов в Мировом океане

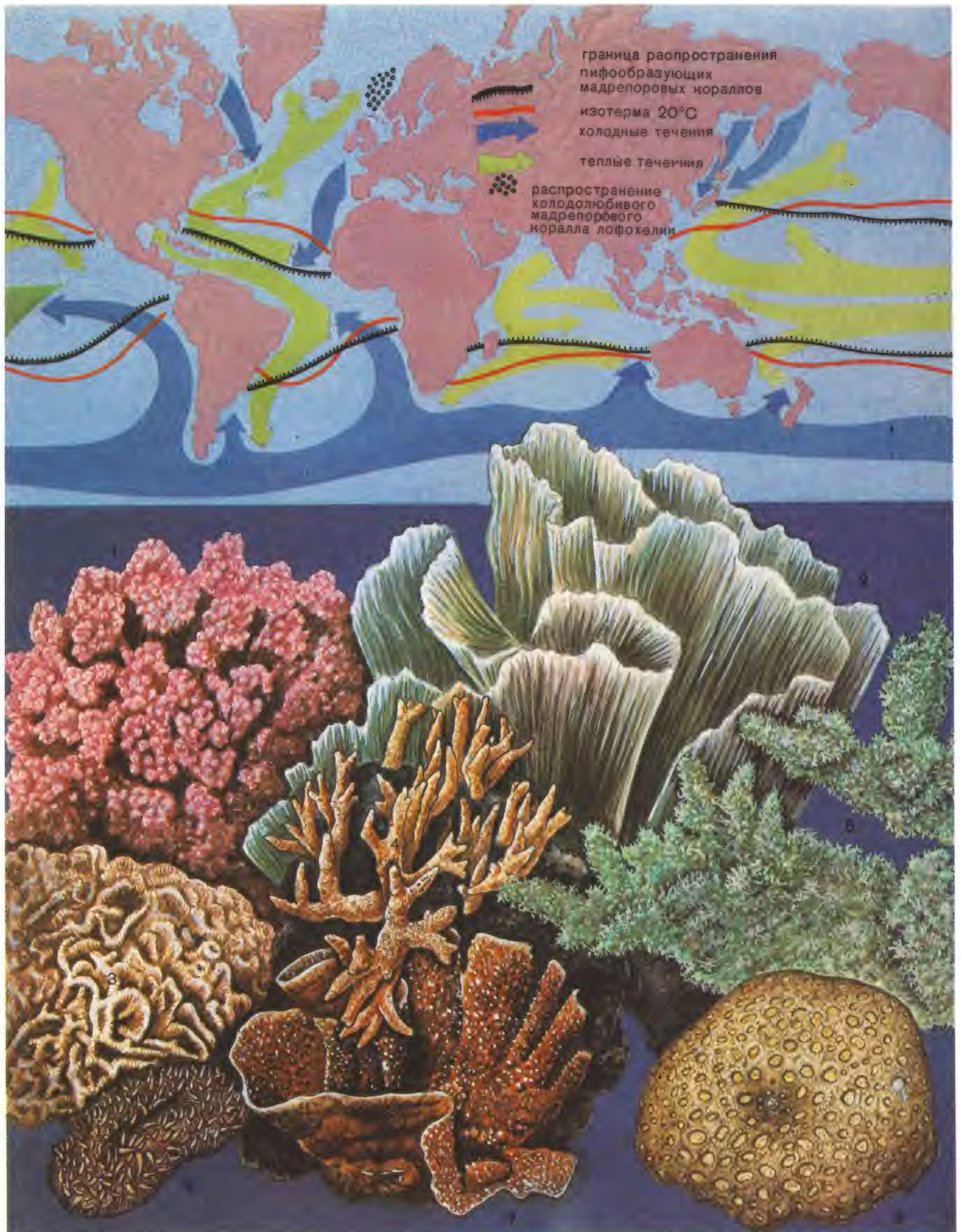


Таблица 32. Коралловый остров







1

2

3



1

2

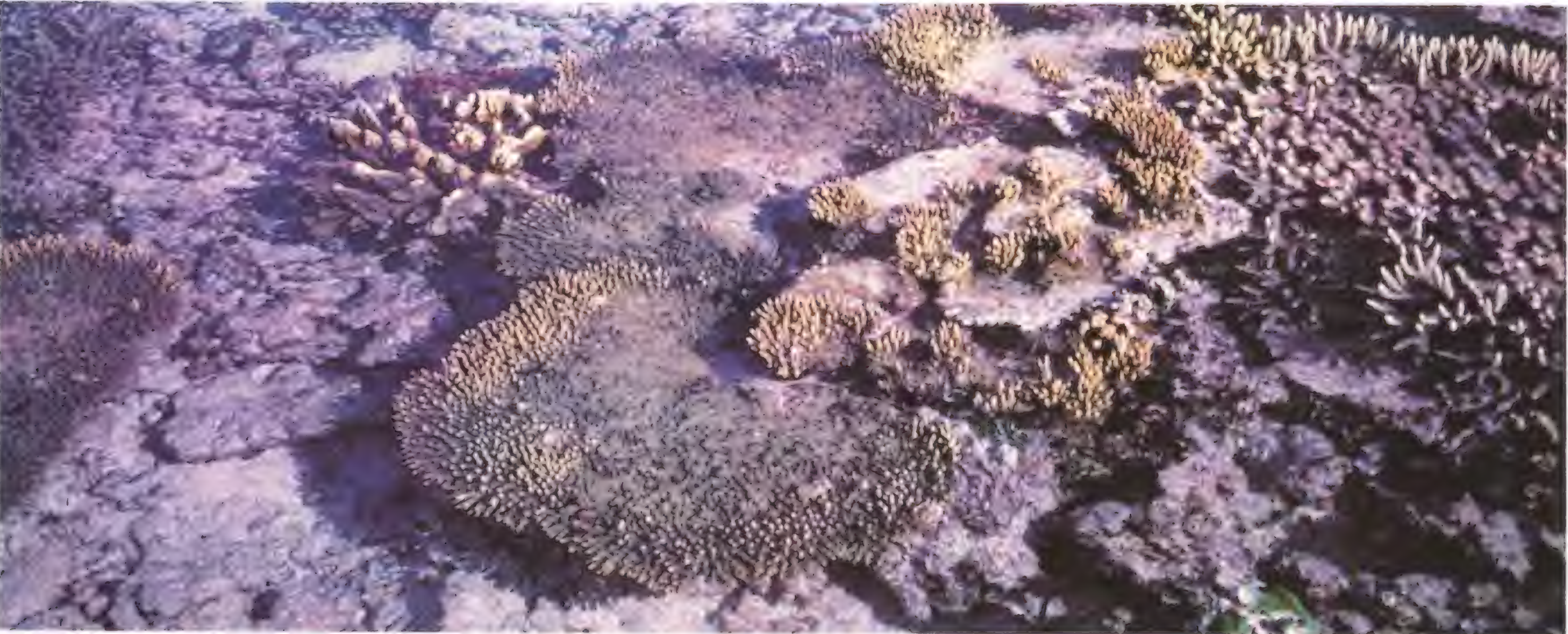


Таблица 34. Строение риф-флэта



1

2



3

4





Таблица 35. Рифообразующие мадрепоровые кораллы на внешней стороне рифа









1
2
3
4

Таблица 36. Колонии мадрепоровых кораллов на внутреннем склоне рифа





1

2

3

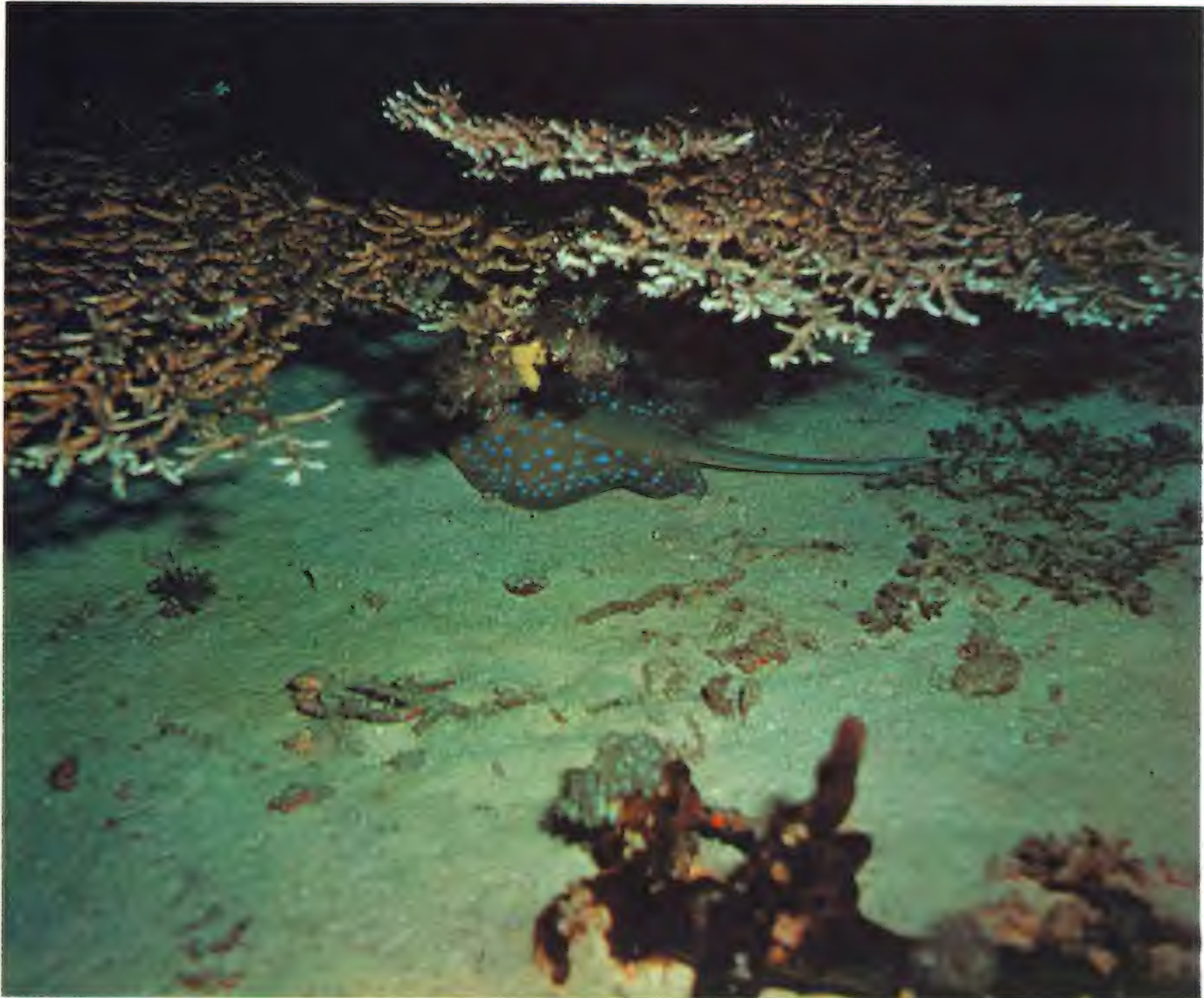


Таблица 37. Многообразие форм колоний рифообразующих мадрепоровых кораллов





1

2





3

4





5

6

Т а б л и ц а 38. Различные группы мадрепоровых кораллов





1

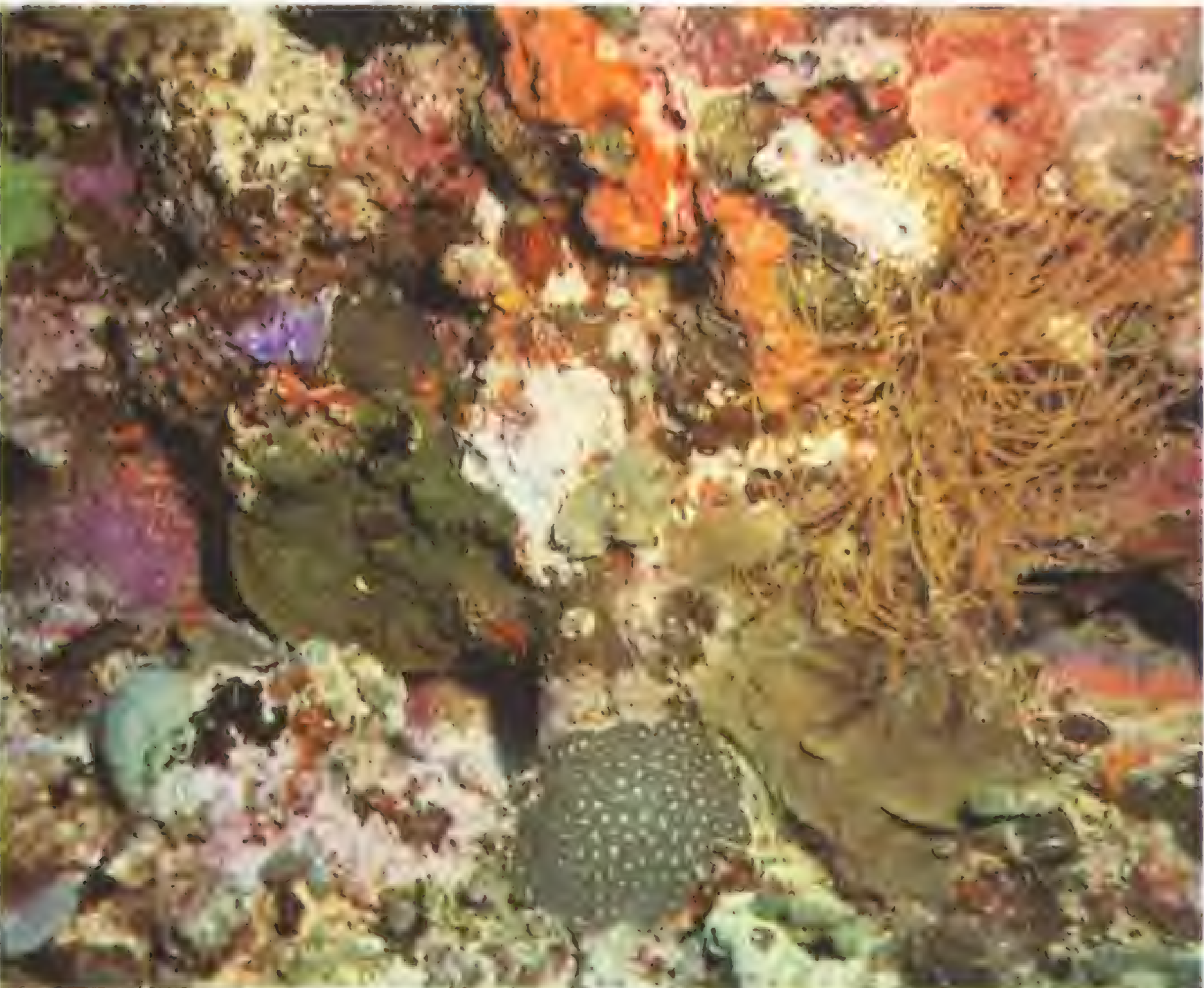
2





3

4





5

6

ном цикле трематод, но у многих высших трематод в материнских спороцистах развиваются не редии, а морфологически иные, более просто устроенные партеногенетические организмы — дочерние спороцисты. Об их соотношении с редиями будет рассказано ниже (с. 264). Здесь ограничимся лишь сведениями о том, что дочерние спороцисты лишены пищеварительной системы и имеют обычно мешковидную или шарообразную форму тела. Они редко отрождают себе подобных, как правило, давая начало лишь церкариям. Все партениты — партеногенетическое поколение трематод — живородящи.

Церкарии представляют собой очень подвижных маленьких личинок, снабженных специальным органом движения — хвостом. Выйдя из тела родительской особи, они покидают организм своего хозяина-моллюска и попадают в воду. Здесь судьба их может быть различной. Церкарии одних видов довольно быстро оседают на прибрежной траве или на заглатываемых нередко птицами подводных предметах (песчинки, мелкие камешки, пустые раковинки моллюсков и т. п.). Они одеваются плотной защитной оболочкой (инцистируются) и превращаются в покоящуюся фазу, называемую адолескарией. Будучи случайно проглочена каким-либо позвоночным животным — окончательным хозяином данного вида трематод, личинка выходит из цисты (эксцистируется) и превращается в мариту. Церкарии других видов для дальнейшего развития должны попасть в организм второго промежуточного хозяина (иногда его называют дополнительным). Чаще всего это головастики, мелкие рыбки, личинки водных насекомых, моллюски, пиявки и др. В организме второго промежуточного хозяина церкарии обычно инцистируются, переходя в фазу метацеркарий. Если зараженный второй промежуточный хозяин будет съеден позвоночным животным, подходящим для развития метацеркарий данного вида, то личинка выходит из цисты и достигает в окончательном хозяине половой зрелости, превращаясь в гермафродитную особь.

Таким образом, в жизненном цикле трематод обязательно участвуют три поколения — два партеногенетических и одно гермафродитное. При этом происходит смена двух разных типов полового размножения: обоеполого, связанного с обязательным оплодотворением яйцеклетки, и партеногенетического, которое осуществляется без оплодотворения. В отличие от метагенеза, при котором половое размножение чередуется с бесполым, чередование поколений, свойственное трематодам, называется гетерогонией.

Онтогенез, т. е. развитие организма от стадии яйца до половозрелости, у всех трех поколений трематод проходит различно. Онтогенез первого партеногенетического поколения — материнской спороцисты связан с метаморфозом. Ее личинкой является мирацидий, который развивается из оплодотворенного яйца мариты. Второе партеногенетическое поколение — будь то редия или дочерняя спороциста — развивается без метаморфоза. Третье, гермафродитное, поколение опять развивается с метаморфозом, но имеет не одну, а две личинки: церкарию и метацеркарию, или адолескарию.

Характерно, что первым промежуточным хозяином трематод всегда служит моллюск. Роль второго промежуточного хозяина могут выполнять самые разные животные — от кишечнополостных и гребневиков до млекопитающих включительно. Окончательный же хозяин — позвоночные. По отношению к первому промежуточному хозяину трематоды проявляют узкую специфичность. Это означает, что материнские спороцисты каждого конкретного вида трематод могут паразитировать в моллюсках лишь одного или нескольких близких видов. Напротив, ко второму промежуточному хозяину трематоды, как правило, очень широко специфичны. Метацеркарии одного вида могут поселяться в животных, относящихся не только к разным видам, но и к разным классам и даже типам. Специфичность, вернее приуроченность к тому или иному виду животных — хозяев, объясняется здесь экологическими причинами. Дело в том, что роль второго промежуточного хозяина конкретного вида трематод выполняют лишь те животные, которые служат пищей окончательному хозяину данного вида. Это важное условие для осуществления жизненного цикла паразита. По образному выражению известного немецкого ученого А. Лооса, окончательный хозяин, выискивая свою «излюбленную» пищу, как бы сам подыскивает и собирает своих паразитов. Разумеется, из этого правила могут быть исключения: известны трематоды, которые и на стадии метацеркарий могут быть узкоспецифичны к своему хозяину.

Следует еще сказать несколько слов о взаимоотношениях между трематодами и моллюсками. Выше говорилось об узкой специфичности трематод к их первому промежуточному хозяину. Обращает на себя внимание и удивительная сбалансированность отношений между партнерами системы паразит — хозяин. Зараженный моллюск, несмотря на наличие паразитов, может долго сохранять жизнеспособность.

Морфология и физиология мариты. Обычно когда говорят о трематодах, имеют в виду паразитирующую в позвоночных животных мариту половозрелую фазу гермафродитного поколения. Ограничиться описанием только одной мариты, как это часто делается, было бы неверно. Мы уже знаем, что трематоды характеризуются сложным жизненным циклом, который включает по крайней мере три резко отличающихся друг от друга поколения. Поэтому представить особенности строения и биологии трематод можно, только рассмат-

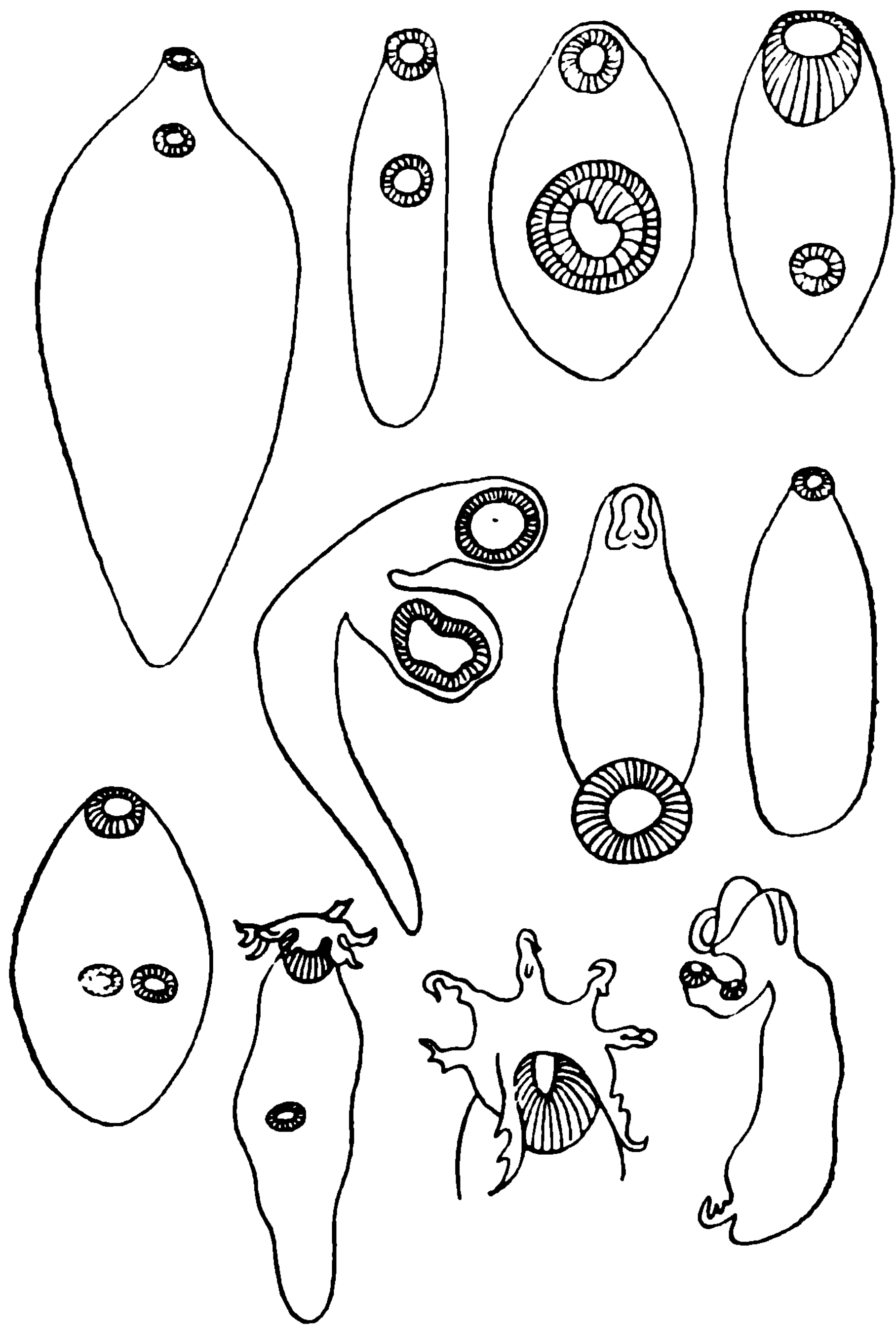


Рис. 218. Схема расположения присосок у трематод разных видов.

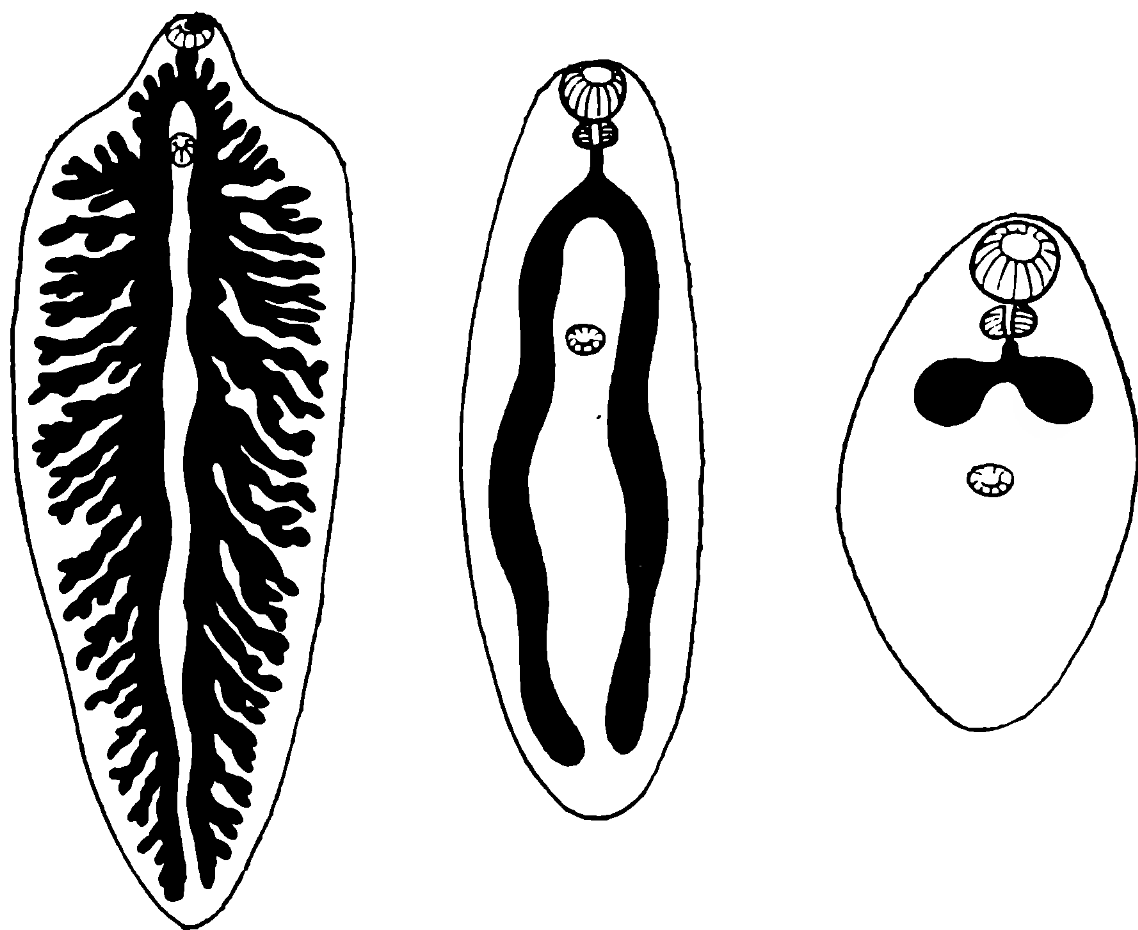


Рис. 219. Типы строения кишечника мариты.

Слева направо — разветвленный (Fasciola); двуветвистый (Plagiorchis); рудиментарный (Gymnophallus).

ривая каждое из поколений в отдельности. Наиболее сложно устроена марита, которая изменена паразитическим образом жизни менее других поколений и во многом сходна с организацией остальных плоских червей. С описания ее строения и биологии мы начнем наше знакомство с трематодами.

Т е л о мариты по большей части имеет уплощенную листовидную форму и несет одну или две присоски (рис. 218) — органы прикрепления, снабженные сильно развитыми кольцевыми и радиальными мышцами. Передняя (ротовая) присоска всегда пронизана ротовым отверстием, вторая (брюшная) служит только органом прикрепления. Раньше считалось, что обе присоски связаны с ротовыми отверстиями. Отсюда и возникло название трематод — *двуустки* (Distoma).

П о к р о в ы трематод представлены типичным т е г у м е н т о м (с. 255). Его поверхность, лишенная ресничек, часто несет переплетающиеся гребни и складки, которые играют существенную роль в питании (см. ниже). Слои кольцевых и продольных мышц хорошо развиты. Паренхима имеет типичное для плоских червей строение (с. 236), но, в отличие от паренхимы свободноживущих турбеллярий, выполняет еще и роль депо гликогена, который служит для трематод основным источником энергии (см. ниже).

П и щ е в а р и т е л ь н а я с и с т е м а начинается ротовым отверстием, которое ведет в округлую мускулистую глотку, играющую роль насоса при заглатывании пищи. За глоткой следует пищевод. Он разделяется на две кишечные ветви, заканчивающиеся слепо. У крупных трематод, например у печеночной двуустки, кишечник обильно разветвлен (рис. 219). Эта особенность строения, как и у крупных турбеллярий, имеет важное значение в распределении продуктов пищеварения по телу червя (с. 241). Длина ветвей кишечника у марит разных видов неодинакова, что связано со способом их питания. Более примитивные трематоды (Fasciola и др.) активно пожирают кровь и плотные ткани или кишечное содержимое хозяина. Иногда они «хищничают», как, например, Paramphistomum, питаясь крупными инфузориями из рубца жвачных (см. главу «Простейшие»). У таких трематод пищеварительная система развита хорошо. Напротив, у тех видов, которые лучше приспособлены к паразитическому образу жизни, большее значение приобретает способность воспринимать растворенные органические вещества через тегумент. Давно доказано, что даже Fasciola с ее хорошо развитым кишечником воспринимает через покровы глюкозу. Не удивительно, что в ходе эволюции трематод, обитающих в среде, насыщенной продуктами пищеварения хозяина, такой способ питания постепенно становится главенствующим. Одновременно с этим их пищеварительная система утрачивает значение и подвергается редукции. Нервная система устроена по типу о р т о г о н а (с. 241), органы чувств развиты слабо. Выделительная система представлена п р о т о н е ф р и д и я м и.

П о л о в а я с и с т е м а трематод устроена сложно и, как у всех плоских червей, гермафродитна (рис. 220). Мужская половая система состоит чаще всего из двух округлых или лопастных (иногда сильно изрезанных) семенников. От них

отходят семепроводы, которые, сливаясь, образуют семенной пузырек — хранилище, в котором накапливаются зрелые сперматозоиды. Этот пузырек либо лежит в паренхиме, либо заключен в специальный мешок с мускулистыми стенками — сумку цирруса. В ней же находится и ввернутый внутрь совокупительный орган — циррус. Женская половая система представлена одним яичником, округлым или (у крупных форм) разветвленным, а также яйцеводом, желточниками, оотипом, семеприемником, тельцем Мелиса, лауреровым каналом и маткой. В этой совокупности слаженно работающих органов собственно половой железой является яичник, в нем формируются яйцеклетки — овоциты. Желточники продуцируют крупные клетки, цитоплазма которых забита гликогеном и содержит множество желточных или скорлуповых гранул. Благодаря им создается плотная оболочка сложного яйца (с. 253). Поставляемые желточниками клетки служат для питания развивающегося зародыша. Центральная часть женской половой системы — оотип. В него открываются или из него выходят все протоки системы. Прежде всего это яйцевод, по которому в оотип поступают яйцеклетки; сюда же открывается проток маленького мешочка — семеприемника, в котором хранится семя, полученное от другой особи. По специальным протокам в оотип поступают и желточные клетки. Здесь происходит и оплодотворение яйцеклетки, и формирование сложного яйца. Овоцит окружается группой желточных клеток. Содержащиеся в них гранулы выходят наружу и окружают образовавшийся клеточный комплекс; впоследствии они дают начало плотной скорлупке сложного яйца, которое проталкивается в широкую трубку матки. В оотип открываются еще протоки одноклеточных желез тельца Мелиса, роль которых до конца не выяснена. Не исключено, что они участвуют в образовании одного из слоев скорлупки сложного яйца и выделяют секрет, играющий роль смазки при прохождении его в матку. Весь комплекс органов работает, как живой автомат, который каждые 20—30 с выталкивает в матку новое сформированное яйцо. Накапливающиеся в оотипе некоторых трематод избытки семени и желточных клеток выбрасываются наружу через короткий проток — лауреров канал, открывающийся на спинной стороне тела червя.

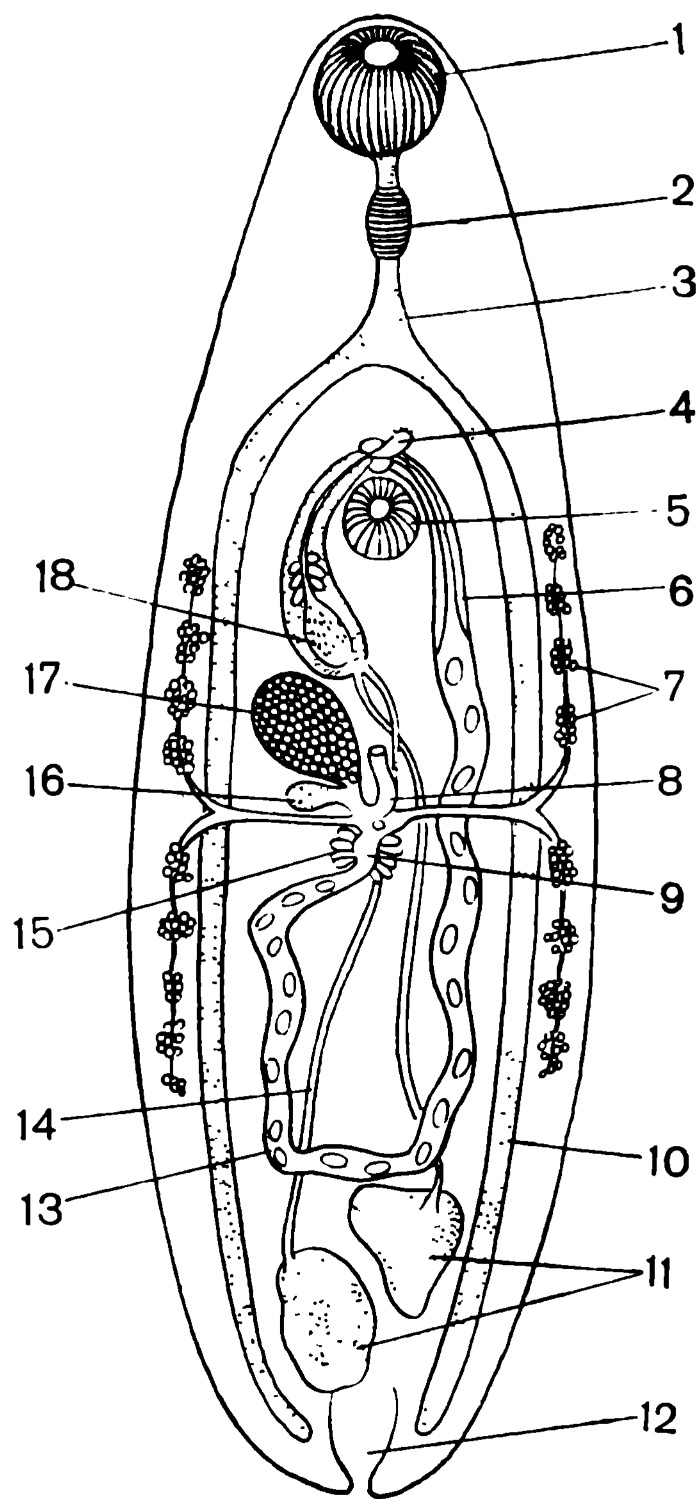


Рис. 220. Схема внутреннего строения мариты:

1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — половое отверстие; 5 — брюшная присоска; 6 — концевой отдел матки; 7 — желточники; 8 — лауреров канал; 9 — оотип; 10 — ветви кишечника; 11 — семенники; 12 — экскреторный пузырь; 13 — матка с яйцами; 14 — семепроводы; 15 — тельце Мелиса; 16 — семеприемник; 17 — яичник; 18 — сумка цирруса.

Матка служит для выведения яиц наружу. Но у многих видов (отряды Plagiorchiida, Cyclocoelida и др.) в яйцах, еще находящихся в матке, начинается дробление овоцита, а нередко проходит и все эмбриональное развитие личинки, так что наружу выходят яйца, в которых заключен вполне готовый мирацидий. Это очень выгодно в биологическом отношении, так как развивающиеся эмбрионы полностью избавлены от неблагоприятных воздействий внешней среды (резкие колебания температуры, высыхание и т. д.). В результате процент выживающих яиц паразита значительно возрастает. Однако эмбриогенез требует определенного времени, и развивающиеся яйца задерживаются в петлях матки, а так как поступление новых яиц непрерывно продолжается, матка становится очень длинной и ее многочисленные петли занимают иногда до 2/3 тела червя (рис. 221). Сами же яйца по сравнению с теми, развитие которых идет во внешней среде, становятся мельче. Это связано с тем, что развивающиеся в них зародыши получают все необходимые питательные вещества непосредственно от материнского организма. Поэтому число желточных клеток, содержащихся в сложном яйце, сокращается. Разумеется, у таких видов и сами желточники слабо развиты.

Несмотря на то, что половая система мариты гермафродитна, самооплодотворение встречается очень редко, что невыгодно для вида, так как дает генетически однородное потомство. Поэтому оплодотворение, как правило, перекрестное. Известны даже случаи появления вторичной раздельнополости марит. Таковы, например, многие представители своеобразных паразитов морских рыб из семейства Didymozoidae. Полностью раздельнополым становится все семейство Schistosomatidae — паразитов кровеносной системы человека и животных. Более крупный самец носит самку в особом «канале», который образован свернутыми в широкую трубку краями его листовидного тела.

Мариты трематод могут паразитировать в любых тканях и органах позвоночных животных. В зависимости от условий существования в тех

или иных органах хозяина возникают соответствующие изменения строения и физиологии паразита. Так, мариты, поселяющиеся в кровеносных сосудах или в каких-либо узких протоках (например, желчных протоках печени), отличаются длинным, нитевидно вытянутым телом. В то же время многие тканевые паразиты имеют почти шаровидную форму. Тесно связано с местом поселения и строение органов прикрепления мариты. У паразитов кишечника, особенно у видов, обитающих в прямой кишке, откуда они легко могут быть выброшены при физиологических отправлениях хозяина, присоски развиты особенно сильно. Напротив, у трематод, паразитирующих в полости тела (например, у паразитов из семейства Cyclocoelidae), присоски дегенерируют. От локализации нередко зависит и способ питания мариты. Так, тенденция к замене активного питания всасыванием растворенных органических веществ через покровы особенно заметно проявляется у паразитов крови.

Мариты позвоночных нередко оказываются в условиях острого недостатка кислорода. Это влияет на характер обмена, который приближается к анаэробному, так как нормальное дыхание в большинстве случаев оказывается невозможным. В разных органах позвоночного животного парциальное давление кислорода может быть совершенно различным. С этим связано то обстоятельство, что трематоды не утратили способности использовать кислород, если он имеется. Поэтому им свойствен не чисто анаэробный (как предполагали раньше), а смешанный тип обмена. В зависимости от того, в каких органах поселяются мариты, в их обмене могут преобладать либо анаэробные, либо аэробные процессы. Те виды, которые паразитируют в трахее или в легких хозяина, способны к нормальному дыханию. Мариты, питающиеся кровью, по-видимому, могут использовать кислород, связанный гемоглобином крови хозяина. Наконец, в тканях многих трематод содержится гемоглобин, отличающийся повышенным сродством к кислороду. Это позволяет маритам использовать даже то незначительное количество свободного кислорода, которое имеется в среде их обитания.

Трематоды, как и другие эндопаразитические черви, получают необходимую для жизнедеятельности энергию в результате расщепления гликогена, содержащегося в их тканях. Жиры не могут служить для них источником энергии, так как их расщепление возможно только в присутствии свободного кислорода. В тканях паразитических червей заключены огромные запасы гликогена. У свободноживущих родичей трематод таких запасов гликогена никогда не бывает. Прежде всего это обусловлено тем, что свободноживущие организмы широко используют в качестве источника энергии жиры. С другой стороны, анаэробное расщепление гликогена — процесс крайне невыгодный в энергетическом отношении. Если в присутствии кислорода гликоген расщепляется до углекислого газа и воды, то в анаэробных условиях он распадается на крупномолекулярные соединения (главный продукт обмена — молочная кислота), при этом высвобождается в 10 раз меньше энергии, чем в первом случае. Вот почему так велики в теле мариты запасы гликогена, составляющие до 60% ее сухой массы. Не следует забывать, что много гликогена расходуется на образование бесчисленных яиц этих червей.

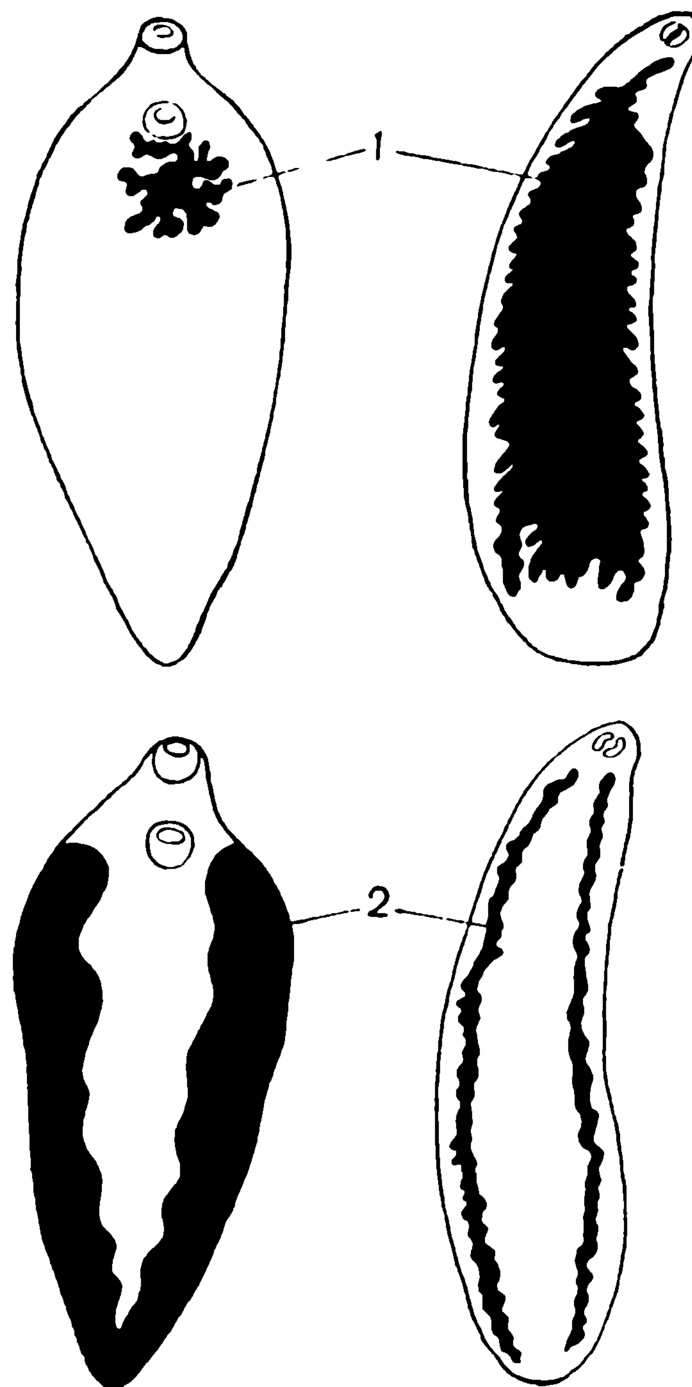


Рис. 221. Соотношения развития матки и желточников у трематод с разными типами жизненного цикла.

Слева — развитие яиц происходит во внешней среде; *справа* — яйца развиваются в матке родительской особи; *1* — матка; *2* — желточник.

Первое партеногенетическое поколение

Мирацидий. В сложных яйцах, откладываемых маритой, развивается личинка материнской спороцисты — мирацидий. Развитие его может происходить во внешней среде или в матке родительской особи, но в любом случае личинка, уже полностью сформированная, может долгое время находиться внутри яйцевой скорлупки. Для выхода мирацидия из яйца требуются специальные воздействия извне: яркий свет, резкая смена температуры, недостаток кислорода или резкая смена осмотического давления. Считается, что внешние факторы стимулируют деятельность железистых клеток мирацидия, называемых железами вылупления. Секрет этих желез разрушает тонкую протеиновую полоску, соединяющую скорлупку яйца с его крышечкой. Последняя откидывается, и мирацидий выходит наружу (рис. 222).

В последнее время обсуждается другая точка зрения, по которой активированный внешними воздействиями мирацидий вызывает набухание заключенного в яйце комочка вязкого вещества («пробки»). В результате внутри яйцевой скор-

лупки создается высокое давление, под воздействием которого и происходит откидывание крышечки или разрыв скорлупки.

Мирацидий — крошечная личинка, по размерам не превышающая инфузорию (рис. 223). На ее расширенном переднем конце располагается короткий мускулистый хоботок. Все тело покрыто крупными плоскими клетками с бесчисленным множеством ресничек. Глубже расположена развитая система кольцевых и продольных мускульных волокон. Органов пищеварения у мирацидия нет и питаться он не может. Нервная система представлена мозговым ганглием. Из органов чувств имеются лишь пара простых пигментных глазков и сосредоточенные на переднем конце сенсиллы довольно разнообразного строения. По бокам тела симметрично расположены протонефридии с очень небольшим числом терминальных клеток (2—4). Мирацидии снабжены многочисленными железистыми образованиями, назначение которых не всегда ясно. В расширенной передней части тела располагается самая крупная, четырехъядерная железа проникновения, называемая также апикальной. Вырабатываемый ею секрет используется в процессе внедрения в тело хозяина. Протоки этой железы открываются на вершине хоботка. В задней трети тела мирацидия находится небольшая полость, в которой содержатся зародышевые клетки. Число их у разных видов колеблется от двух до нескольких десятков. Это, в сущности, партеногенетические яйца, из которых после превращения мирацидия в материнскую спороцисту развиваются особи следующего поколения.

Мирацидии большей части видов трематод — подвижные, плавающие организмы. Продолжительность их свободной жизни невелика — от нескольких часов до нескольких суток, что определяется количеством заключенного в их теле гликогена.

За короткий срок свободного существования мирацидий должен найти подходящего хозяина — моллюска и внедриться в него. Личинки, не выполнившие этой «задачи», неизбежно погибают. Существование во внешней среде требует приспособлений (адаптации), которые обеспечивали бы движение личинки и ее ориентацию. Мирацидии плавают посредством ресничек и сокращений кожно-мускульного мешка, глаза и сенсиллы помогают им ориентироваться в пространстве. Мирацидии передвигаются со значительной для их размеров скоростью, преодолевая за 1 с расстояние около 2 мм. В первый момент после вылупления они плывут по прямой, словно стремясь уйти как можно дальше от места выплода. Вскоре, однако, движения их становятся зигзагообразными и они как бы «прошивают» толщу воды во всех направлениях. Эти «поисковые» движения регулируются таксисами. Личинки реагируют на световые и химические раздражения, а также на силу земного притяжения (геотаксис).

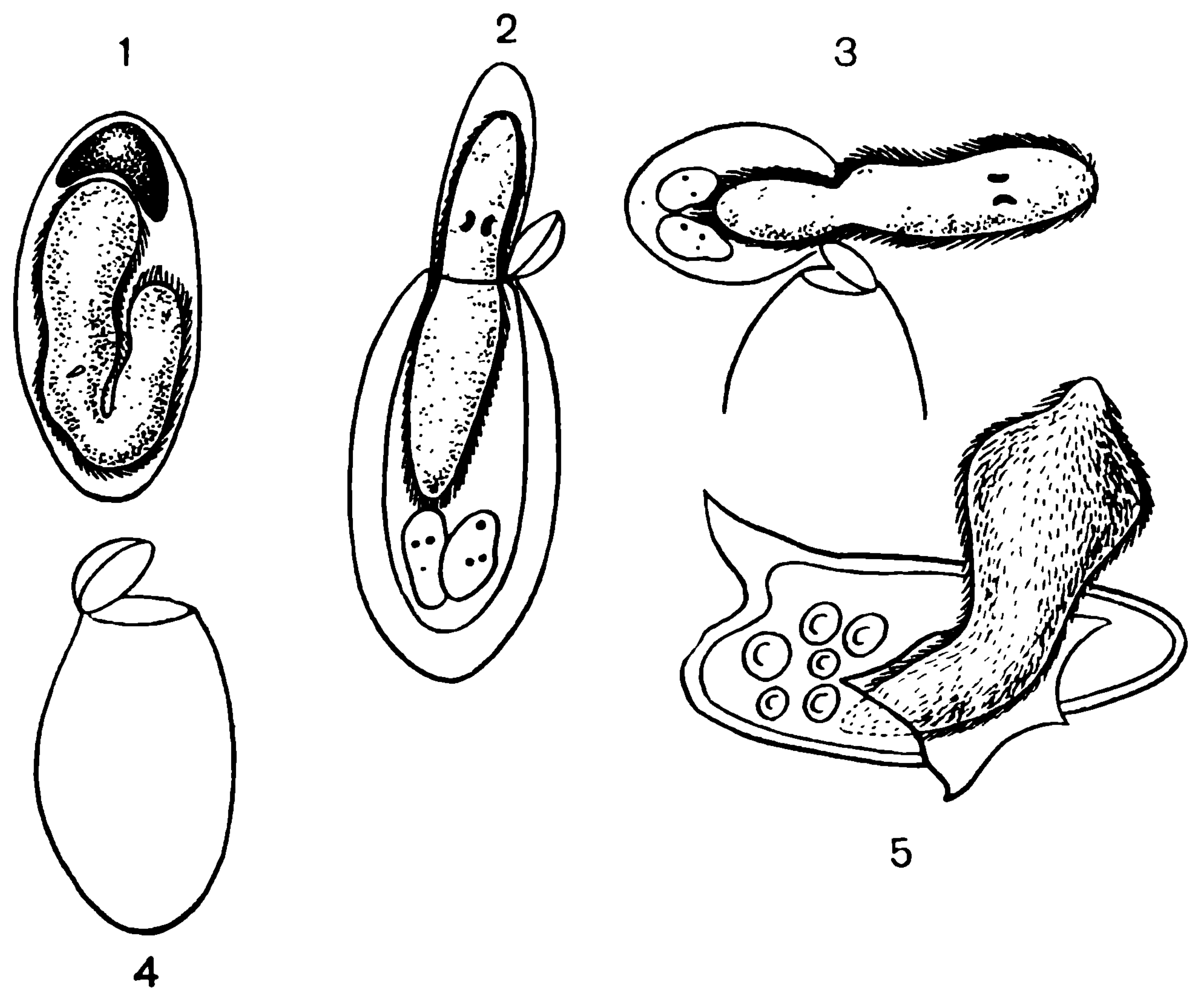


Рис. 222. Вылупление мирацидия:
1 — положение мирацидия и вязкой пробки в яйце; 2 — вылупление мирацидия; 3 — вылупившийся мирацидий; 4 — пустая скорлупка сложного яйца с откинутой крышечкой; 5 — вылупление мирацидия из яйца, лишенного крышечки.

Сам процесс внедрения мирацидиев в ткани моллюска изучен подробно. Важное значение имеет расположение сенсилл, сконцентрированных на переднем конце. С их помощью мирацидий находит на теле хозяина удобное для внедрения место. Секрет, нарушающий целостность покровов хозяина, по-видимому, выделяется апикальной железой. В его состав, очевидно, входят вещества, при воздействии которых покровы моллюска, в особенности коллагеновые волокна соединительной ткани, разрушаются, мускулистый хоботок механически помогает личинке внедриться в полуразрушенный участок эпителия хозяина. Этому способствуют и энергичные движения — сокращение и вытягивание тела мирацидия. Все это требует значительных затрат энергии, единственным источником которой служит гликоген. Существенно, что на протяжении всей короткой свободной жизни мирацидия гликоген в его теле как бы сберегается для решающего этапа — внедрения в моллюска. Плавание личинок в основном обеспечивается биением ресничек, которые получают энергию в результате расщепления обильного запаса гликогена в цитоплазме ресничных клеток. Гликоген тела необходим личинке не только для того, чтобы преодолеть тканевые барьеры хозяина. Попав в гемолимфу (смешанная с кровью полостная жидкость моллюска), личинка не в состоянии извлечь оттуда необходимую ей глюкозу, если запас гликогена к этому моменту истрачен. Дело в том, что транспорт глюкозы из гемолимфы в мирацидий может идти и в том случае, если

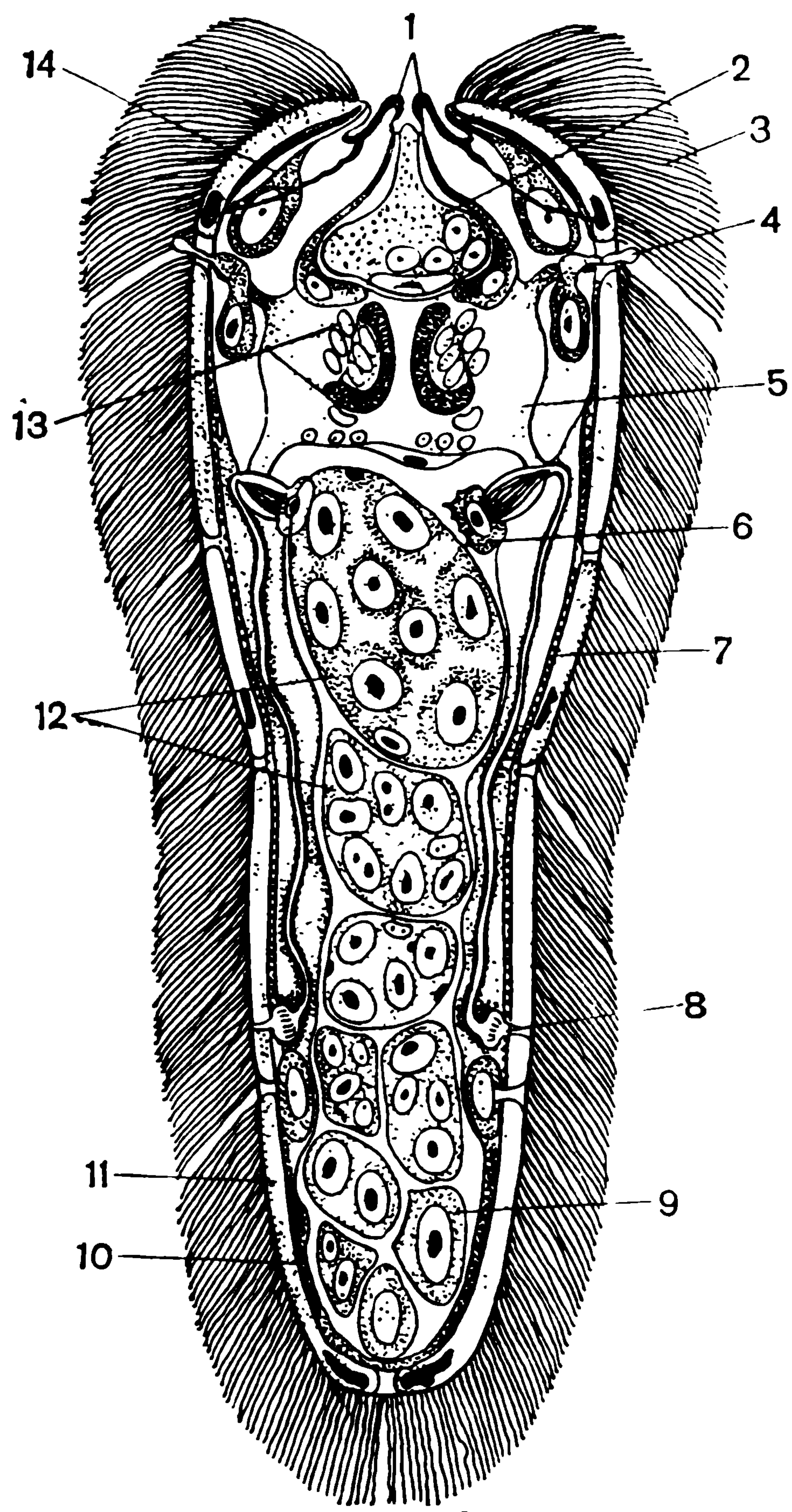


Рис. 223. Строение мирацидия Fasciola hepatica:

1 — втянутый хоботок; *2* — апикальная железа; *3* — реснички; *4* — сенсиллы; *5* — мозговой ганглий; *6* — терминальная клетка; *7* — канал протонефридия; *8* — мочевой пузырек; *9* — генеративные (зародышевые) клетки; *10* — мускульный слой; *11* — эпителиальная ресничная клетка; *12* — развивающиеся зародыши; *13* — пигментный глазок; *14* — железистая клетка.

в гемолимфе содержится много больше глюкозы, чем в теле личинки (т. е. против градиента концентрации). Это активный процесс, требующий затрат энергии. Если же мирацидий, отыскивая хозяина, плавал слишком долго и истратил не только гликоген из ресничных клеток, но и заключенные в его теле «неприкосновенные запасы», то он обречен на гибель. Даже если такой мирацидий и сумеет внедриться в тело моллюска, он не сможет получить первую порцию питательных веществ, без которой невозможно дальнейшее осуществление их транспорта, а стало быть, и жизнь паразита. Поэтому сроки подвижности мирацидия всегда больше, чем сроки сохранения его инвазионности (способность заразить хозяина).

У многих трематод (например, относящихся к отряду Plagiorchiida) мирацидий вообще не выходит из яйца в воду. Он вылупляется только в кишечнике хозяина, т. е. после того как яйцо, уже содержащее сформированную личинку, будет проглочено моллюском. Отсутствие свободно плавающей стадии можно рассматривать как своеобразную адаптацию к осуществлению цикла. В самом деле, мирацидий, заключенный внутри яйцевой скорлупки, хорошо защищен от внешних воздействий. Кроме того, он малоподвижен, поэтому его энергетические ресурсы (гликоген) расходуются очень медленно. Вследствие этого значительно увеличивается продолжительность жизни личинки. В лабораторных условиях такие мирацидии остаются живыми на протяжении 3—4 месяцев! В природе это, несомненно, повышает вероятность контакта личинки паразита с ее будущим хозяином.

Защитная роль яйцевой скорлупки позволяет мирацидиям таких видов выживать в крайне неблагоприятных условиях. Видимо, не случайно, что именно те трематоды, в жизненном цикле которых отсутствует свободноплавающий мирацидий, составляют большинство среди видов, связанных в развитии с морской литоралью. В самом деле, все воздействия внешней среды, которым подвергаются яйца трематод в период отлива (подсушивание, резкие колебания температуры и т. п.), опасны для плавающих личинок. В еще большей степени это относится к тем видам, яйца которых попадают на поверхность земли или растений и заглатываются наземными моллюсками. В расселении трематод, лишенных стадии свободноплавающего мирацидия, немалую роль, вероятно, играет перенос яиц дождевыми и паводковыми водами.

Материнская спороциста. Мирацидий после его проникновения в организм хозяина-моллюска превращается в половозрелую паразитическую фазу — материнскую спороцисту (рис. 217). Претерпеваемый мирацидием метаморфоз называется регрессивным, так как сопровождается утратой многих личиночных органов. Ресничные эпителиальные клетки обычно сбрасываются еще во время внедрения мирацидия в тело хозяина. Тогда же расходуется и секрет апикальной железы, которая при этом разрушается. Позднее исчезают глазки мирацидия и в той или иной мере утрачиваются его разнообразные сенсиллы.

В зависимости от того, совершает ли молодая спороциста миграции в теле хозяина или нет, ее мускульный слой может сильно развиваться или, напротив, дегенерировать. Спороцисты с развитой паренхимой встречаются редко. Обычно клетки паренхимы расходятся, образуя в центре хорошо выраженную первичную полость тела. Зрелые материнские спороцисты имеют червеобразную, мешковидную или шаровидную формы (цв. табл. 47). У отдельных видов встречаются и разветвленные спороцисты. По мере роста и развития молодой материнской спороцисты начинается подготовка к выполнению ее основной жизненной функции — размножения. Генеративные (зароды-

шевые) клетки, которые есть уже у мирацидия, быстро увеличиваются в числе. Затем начинается дробление, которое идет без оплодотворения, т. е. партеногенетически. Эти клетки обычно не претерпевают деления созревания, соответственно партеногенез трематод диплоидный.

Внутренняя организация материнских спороцист в значительной мере определяется способом их размножения. По этому признаку можно выделить две группы спороцист. К первой группе относятся те материнские спороцисты, в теле которых все зародыши (редии или дочерние спороцисты) развиваются одновременно. Как правило, у таких спороцист слабо развита паренхима. Немногочисленные паренхиматозные клетки оттеснены к стенкам тела, в центре которого образуется обширная полость. В ней и происходит развитие зародышей. Ко времени завершения их эмбриогенеза стенки материнской спороцисты сильно истончаются. Выход в полость тела моллюска уже сформированных особей дочернего поколения происходит в результате разрыва спороцисты и ее гибели. Примером спороцист такого типа может быть уже известная нам *печеночная двуустка* — Fasciola hepatica.

У материнских спороцист второй группы сроки развития дочернего поколения сильно растянуты во времени. Поэтому в полости материнской спороцисты одновременно находятся не только эмбрионы на самых разных стадиях развития, но и генеративные клетки. Для защиты как генеративных клеток, так и ранних стадий развития зародышей от повреждений, которые могут им нанести особи дочернего поколения, уже подвижные и готовые покинуть спороцисту, развиваются различные приспособления. По-видимому, наиболее совершенным способом изоляции разновозрастных эмбрионов следует считать так называемую г е р м и н а л ь н у ю м а с с у. Это — орган, который как бы объединяет в себе гонаду и выводковую камеру. В гонаде сосредоточены интенсивно делящиеся недифференцированные клетки, дающие начало партеногенетическим яйцам. По периферии располагается выводковая камера, в которой развиваются зародыши следующего поколения. Уплощенные клетки паренхимы, окружающие герминальную массу, играют защитную роль. Эмбрионы поздних стадий отрываются и завершают развитие в полости тела спороцисты.

Возможны и другие способы изоляции разновозрастных эмбрионов. За счет остатков дегенерирующих клеток паренхимы нередко возникают особые структуры, которые образуют в полости тела спороцисты рыхлую сеть. В ячеях этой сети закреплены и как бы подвешены генеративные клетки и зародыши ранних стадий. Ко времени их созревания сеть разрушается и сформированные особи дочерних поколений через небольшие разрывы стенки тела материнской спороцисты выходят наружу. Организм ее от этого не страдает: ранка затягивается и спороциста продолжает жить и размножаться. Таким образом, со способом размножения и количеством продуцируемого потомства непосредственно связана и продолжительность жизни материнских спороцист. Виды, одновременно отрождающие незначительное число особей дочернего поколения, живут от нескольких дней до 2—3 недель. Зато материнские спороцисты с растянутым периодом размножения могут жить до 4—6 месяцев.

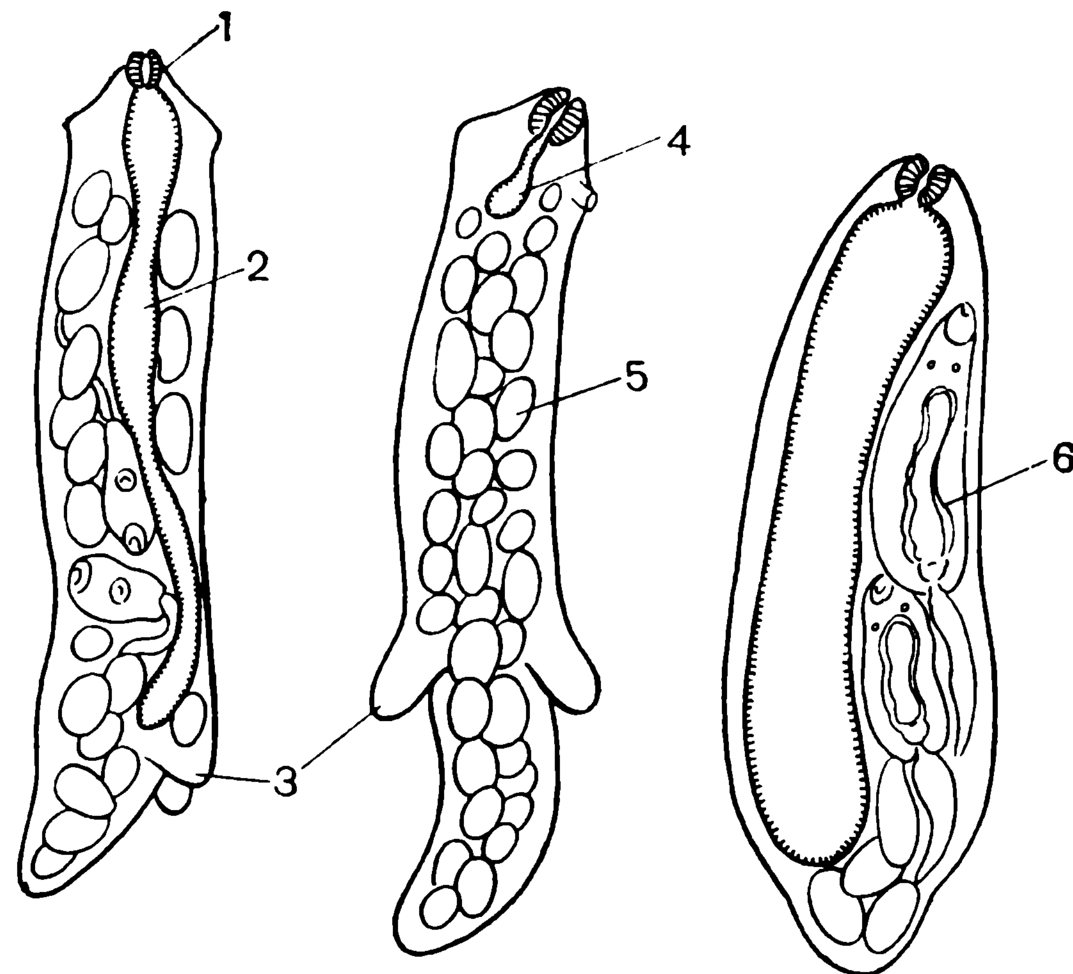


Рис. 224. Типы строения редий.

Типичные редии (*слева* и *в центре*); мешковидная редия (*справа*): *1* — глотка; *2* — кишечник; *3* — локомоторные выросты; *4* — рудиментарный кишечник; *5* — зародыши церкарий; *6* — сформированные церкарии.

Второе партеногенетическое поколение

Второе партеногенетическое поколение трематод представлено двумя разными формами — р е д и я м и и д о ч е р н и м и с п о р о ц и с т а м и. Редии, как правило, свойственны примитивным семействам (Fasciolidae, Echinostomatidae, Paramphistomatidae и др.). Типичные редии имеют вытянутое цилиндрическое тело очень характерного облика, который придает пара *локомоторных*, или д в и г а т е л ь н ы х, выростов, расположенных в задней трети тела (рис. 224).

П и щ е в а р и т е л ь н а я с и с т е м а развита хорошо. Она начинается ротовым отверстием, которое ведет в мускулистую глотку; с ней связаны специальные пищеварительные железы. Длинный мешковидный кишечник почти достигает заднего конца тела. На внутренней поверхности кишечника, снабженной многочисленными микроворсинками, сосредоточены пищеварительные ферменты. Редии, особенно молодые, очень подвижны. Они активно питаются, поглощая

плотные ткани и кровь хозяина. Несмотря на наличие функционирующей пищеварительной системы, типичные редии способны и к восприятию растворенных пищевых веществ извне. С этим связана и складчатость их тегумента, и концентрация на его поверхности пищеварительных ферментов. Однако, оставаясь паразитами моллюсков, редии нередко ведут себя как настоящие хищники. Они пожирают более мелких редий своего же вида или питаются спороцистами-«конкурентами». Основываясь на этом, предполагается начать разработку метода биологической борьбы с очень опасными паразитами человека — шистосомами (см. «Патогенные сосальщики»). Оказывается, если моллюска, в котором развиваются спороцисты шистосом, заразить редиями вида Ribeiroia, то эти паразиты-хищники полностью уничтожают спороцист шистосом.

Выделительная система редий представлена двумя протонефридиями. Каждый из них открывается наружу самостоятельной экскреторной порой. Нервная система устроена по типу ортогона, но развита слабее, чем у мариты. Сенсиллы сосредоточены у переднего конца тела. Органом размножения служит герминальная масса, устроенная принципиально так же, как у материнской спороцисты. Сформированные особи дочернего поколения выходят наружу через специальное отверстие, называемое родильной порой, которое находится на особом бугорке позади глотки. Таким образом, дочернее поколение покидает родительский организм, не повреждая его. Редии могут отрождать дочерних редий, причем в зависимости от условий (например, зимой) отрождается несколько поколений, обильно заселяющих организм моллюска. Обычно они держатся на поверхности печени хозяина, но могут и внедряться в толщу этого органа, тканями которого питаются. Летом редии отрождают преимущественно личинок гермафродитного поколения — церкарий. Покидая материнский организм через родильную пору, эти личинки на некоторое время задерживаются в кровеносных лакунах моллюска, накапливая в своем теле необходимые запасы гликогена, без которого они не могут существовать во внешней среде. О том, каким образом эти личинки попадают в воду, будет рассказано ниже.

Строение редий разных видов трематод может довольно сильно отличаться от морфологии типичной редии. Изменения связаны главным образом с упрощением организации. Так, редии многих видов утрачивают локомоторные выросты и становятся мешковидными. Характерна и тенденция к исчезновению кишечника. Это обусловлено паразитическим образом жизни и неразрывно связано с усилением функции питания через покровы. В ходе эволюции редии именно такой способ питания приобретает главенствующую роль. Ультраструктура покровов при этом сильно изменяется, на наружной пластинке тегумента появляются многочисленные гребни и причудливые выросты, сильно увеличивающие всасывающую поверхность.

На примерах, взятых из разных групп трематод, можно построить морфологический ряд, показывающий постепенный переход от редий с длинным, хорошо развитым кишечником к таким видам, у которых кишечник представляет собой крошечный округлый мешочек, примыкающий к глотке. Есть виды (например, паразит щуки Azygia), у которых совсем нет кишечника, да и глотка видна только у молодых особей. По внешнему виду такие редии, в сущности, неотличимы от дочерних спороцист, характерная черта которых — отсутствие не только кишечника, но и глотки.

Дочерние спороцисты — другая форма второго партеногенетического поколения трематод — встречаются в основном у высших сосальщиков (отряды Plagoirchiida, Strigeidida, Schistosomatida и др.). Нередко их рассматривают как редий, которые начинают размножаться прежде, чем завершилось их развитие. Появление способности к размножению до того, как организм приобрел все черты строения взрослого животного, а иногда даже на стадии личинки, распространено широко. Особенно часто это отмечается у паразитических животных, для которых увеличение численности потомства, обусловленное ранним началом размножения, играет особо важную роль. Это явление получило название прогенеза. Но есть случаи, когда у какого-либо вида или группы близких видов прогенетическое развитие закрепляется в эволюции и животные навсегда утрачивают способность завершить развитие и приобрести облик взрослой особи. В таких случаях говорят о неотении. Есть основания полагать, что дочерние спороцисты — неотенические редии. Дочерние спороцисты внешне разнообразны, они имеют мешковидную, червеобразную или шаровидную формы (рис. 225).

Молодые особи часто подвижны, но по мере заполнения их зародышевой полости развивающимися эмбрионами церкарий подвижность утрачивается. Многие виды поселяются, подобно редиям, в полости тела хозяина, прикрепляясь к поверхности его кишечника и других внутренних органов. Но чаще паразиты живут в гонаде или печени моллюска, причем некоторые виды (например, сем. Strigeidae) глубоко погружены в толщу печени и врастают в ее ткани.

Питаются спороцисты исключительно через покровы. Наружная безъядерная цитоплазматическая пластинка тегумента спороцисты несет очень много микроворсинок. Их строение и расположение делают поверхность тегумента очень похожей на внутреннюю стенку кишечника. Специальные железистые клетки секретируют все необхо-

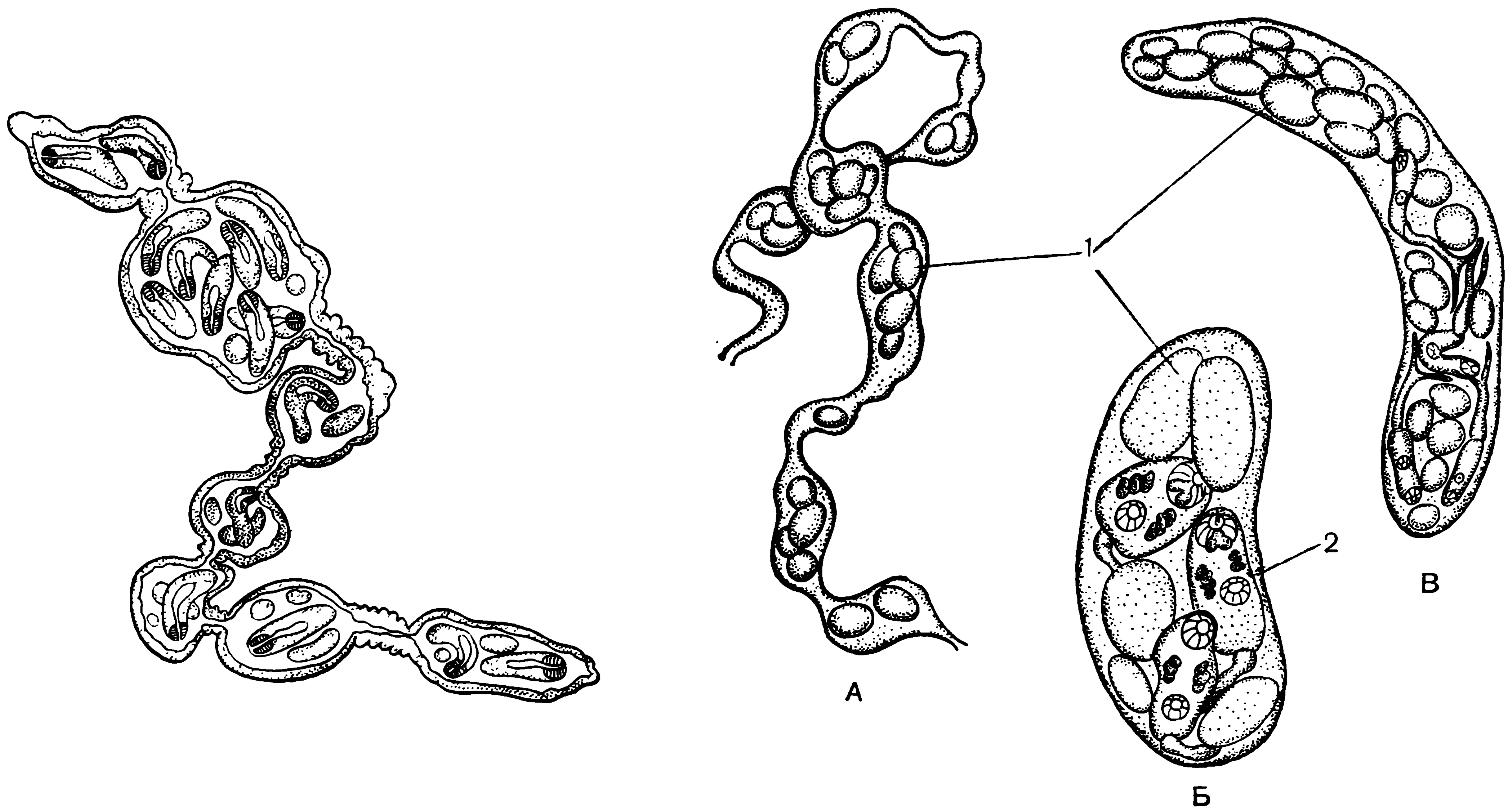


Рис. 225. Типы строения материнской (*слева*) и дочерних спороцист:
А — нитевидная; *Б* — мешковидная; *В* — червеобразная; *1* — зародыши церкарий; *2* — сформированные церкарии.

димые пищеварительные ферменты, которые выделяются наружу через тегумент. С помощью этих ферментов перевариваются те участки тканей хозяина, которые вплотную прилегают к телу спороцисты. Возникающие при этом первичные продукты пищеварения потом расщепляются в зоне микроворсинок до простейших аминокислот и моносахаров и всасываются через тегумент. Таким образом, на поверхности тела спороцист происходят те же процессы — пристеночное пищеварение и всасывание, что и в кишечнике других животных. Разница заключается в том, что у спороцист — паразитов, обитающих в толще тканей хозяина, весь процесс пищеварения происходит не внутри их организма, а вне его. Такой способ переваривания пищи у животных, лишенных кишечника, называется в н е о р г а н и з м е н н ы м.

Несколько иначе питаются спороцисты из отряда Plagiorchiida, которые очень часто паразитируют не в тканях, а в гемолимфе моллюска. На их тегументе нет микроворсинок. Давно было подмечено, что стенка тела этих спороцист слагается не из одного, как обычно, а из двух слоев клеток. Но относительно недавно удалось установить истинную природу и значение наружного слоя клеток тела плагиорхоидных спороцист. Дело в том, что вокруг спороцисты, попавшей в гемоцель моллюска, скапливаются клетки крови хозяина — а м е б о ц и т ы, которые оседают на поверхности ее тела. Это защитная реакция организма моллюска на появление инородного тела (каким, собственно, и является паразит). Однако паразитические животные, в данном случае спороциста, обладают удивительной способностью извращать защитные реакции хозяина, обращая их в свою пользу. Амебоциты, осевшие на тело спороцисты, вскоре принимают не свойственную им правильную цилиндрическую форму и, тесно прилегая друг к другу, одевают все тело спороцисты сплошным покровом (мантией). Одновременно тончайшие цитоплазматические выросты тегумента спороцисты внедряются между клетками мантии и, окружая их, как бы включают эти клетки в состав собственного тела. Между обоими слоями клеток образуется тесный контакт, облегчающий транспорт веществ из одного слоя клеток в другой. Клетки мантии приобретают способность извлекать из гемолимфы моллюска глюкозу, аминокислоты и другие необходимые паразиту вещества. Глюкозу клетки мантии частично передают тканям спороцисты, частично перестраивают в гликоген, который откладывается в их цитоплазме. В результате бывшие амебоциты крови моллюска превращаются в резервуары для накопления необходимого паразиту гликогена. Они становятся своего рода посредниками между паразитом и хозяином.

Следует сказать о размножении спороцист. В развитии и функционировании герминальных масс здесь нет ничего принципиально нового по сравнению с тем, что было сказано в отношении других партенит. Но дочерние спороцисты, в отличие от материнских, имеют, как и редии, родильную пору, через которую выходят наружу сформированные церкарии. Продуктивность дочерних спороцист неизмеримо выше продуктивности редий. Если из моллюска, зараженного редиями, за сутки выходят во внешнюю среду сотни церкарий, то моллюск, зараженный спороцистами, за тот же срок выбрасывает в воду несколько тысяч личинок.

Личинки гермафродитного поколения

Церкарии. Церкарии представляют собой первую личиночную фазу мариты (рис. 226). Подобно мирацидиям, это, как правило, свободноживущие, плавающие в воде личинки. Их уплощенное листовидное тело несет на заднем конце хвостовой придаток — основной орган движения. Тело церкарии строением напоминает мариту. На переднем конце имеется ротовая, а в средней части тела — брюшная присоска. Позади последней обычно расположен зачаток половой системы, иногда более или менее развитый. Пищеварительная система по большей части вполне сформирована, но не функционирует. Церкарии, как и мирацидии, не питаются и живут за счет энергии, получаемой в результате расщепления гликогена, заключенного в теле и хвосте личинки. Нервная система развита довольно хорошо. У многих видов есть пигментные глазки. Многочисленные сенсиллы сосредоточены преимущественно на переднем конце, присосках и брюшной стороне тела. Их расположение образует правильный рисунок, постоянный в пределах систематических групп. Органы выделения (протонефридии) устроены так же, как у мариты, но отличаются значительно меньшим числом клеток с мерцательным пламенем. У церкарий имеются разнообразные по форме и функциям железы: проникновения, цистогенные (или цистообразующие), мукоидные (слизистые) и др. Наличие желез тесно связано с особенностями биологии церкарий. Те из них, которые инцистируются во внешней среде (например, церкарии печеночной двуустки), снабжены большим количеством цистогенных желез. Их секрет расходуется в момент инцистирования, образуя вокруг тела церкарий толстую защитную оболочку, которая слагается из нескольких слоев. Но желез проникновения у этих церкарий нет. Окончательный хозяин заражается случайно, проглатывая цисты.

Напротив, те виды церкарий, которые для дальнейшего развития должны сначала попасть в организм второго промежуточного хозяина, характеризуются сильным развитием желез проникновения. Их секрет помогает личинкам активно внедриться в тело хозяина (с. 276). В то же время цистогенных желез у таких церкарий обычно мало, а иногда (сем. Diplostomatidae) и совсем нет. Секрет слизистых желез образует вокруг церкарий студенистую оболочку, которая защищает их во время миграции в теле моллюска или помогает укрепиться на поверхности тела того животного-хозяина, в которого они внедряются.

Церкарии, как и мирацидии, — расселительные личинки, поэтому все особенности их строения и поведения направлены на поиски тех животных, которые служат им промежуточными хозяевами, и на проникновение в них. Для этого церкарии, развивающиеся в редиях и спороцистах, прежде всего должны попасть во внешнюю среду. По большей части они выходят наружу, используя кровеносную систему моллюска. Покинув тело родительской особи, личинки проникают в вены и венозные синусы (щели между органами моллюска, по которым течет кровь), а оттуда — в сердце. Его сокращениями церкарии вместе с кровью перегоняются к органам дыхания хозяина — жабрам или же в обширные синусы мантии, через которую тоже происходит газообмен. Покровы этих органов обычно тонкие и нежные, поэтому церкарии легко пробуравливают их и попадают в воду. Наблюдая за поведением церкарий под бинокуляром, можно видеть, как на поверхности мантии образуется маленький бугорок, в котором прорывается точечное отверстие. Вскоре в нем показывается передний конец церкарии и не без труда протискивается сначала тело, а потом хвост личинки (рис. 227). Несколько секунд церкария, как бы отдыхая, еще удерживается в мантии кончиком хвоста, потом делает резкий рывок и уплывает. Церкарии других видов выходят лишь через одно отверстие, проделанное ими в мантии или жабре моллюска. Даже при небольшом увеличении хорошо видно, что идущие к этому отверстию кровеносные сосуды и синусы буквально забиты церкариями. С каждым сокращением сердца моллюска туда поступают все новые и новые «порции» личинок. Они покидают моллюска, легко выскальзывая одна за другой через пору, которая расширяется под давлением тысяч проходящих через нее крошечных тел. Церкарии — паразиты двустворчатых моллюсков приносятся кровью к жабрам, пробуравливают их и сосредоточиваются в мантийной полости. Отсюда они выносятся наружу струей воды, выбрасываемой клоакальным сифоном (рис. 227).

Продолжительность свободной жизни церкарий определяется тремя условиями: количеством заключенного в их тканях гликогена, температурой, которая регулирует скорость его потребления, и особенностями поведения самих церкарий. Чем холоднее вода, тем дольше живут личинки. В хо-

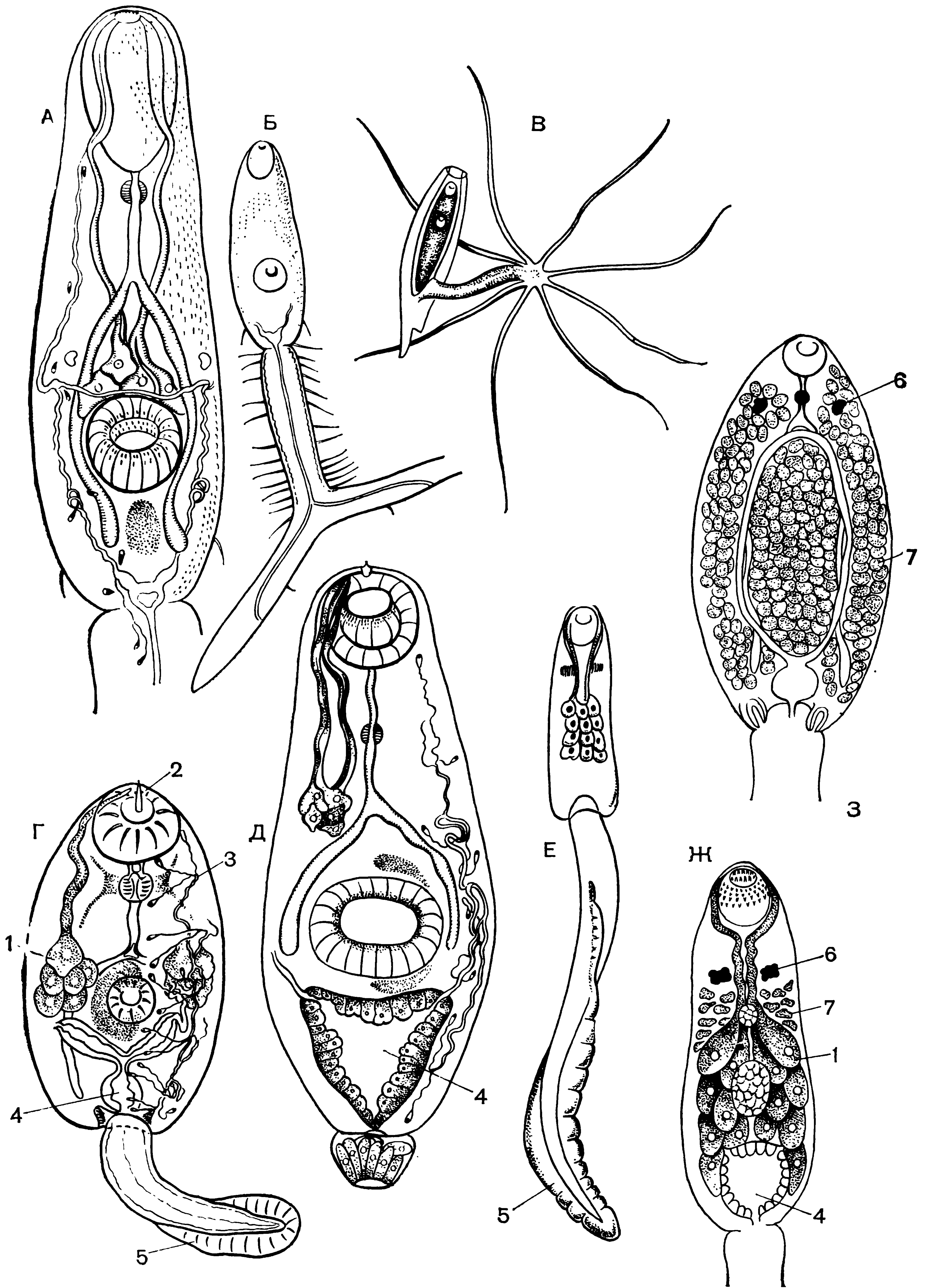


Рис. 226. Типы строения церкарий:

А, *Б* — фуркоцеркарии (род Cotylurus); *В* — церкария (сем. Hemiuridae) с придатками хвоста, которые могут складываться, как спицы зонтика; *Г* — стилетная церкария (род Haematoloechus); *Д* — церкария Sphaerostoma с коротким хвостовым придатком, с помощью которого она прикрепляется к субстрату; *Е* — церкария (сем. Heterophyidae) с хвостом, несущим плавательную мембрану; *Ж* — церкария того же семейства с глазами и развитыми железами проникновения; *З* — церкария с глазами и развитыми цистогенными железами; *1* — железы проникновения; *2* — стилет; *3* — протонефридий; *4* — мочевой пузырь; *5* — хвостовой плавник; *6* — глаза; *7* — цистогенные клетки.

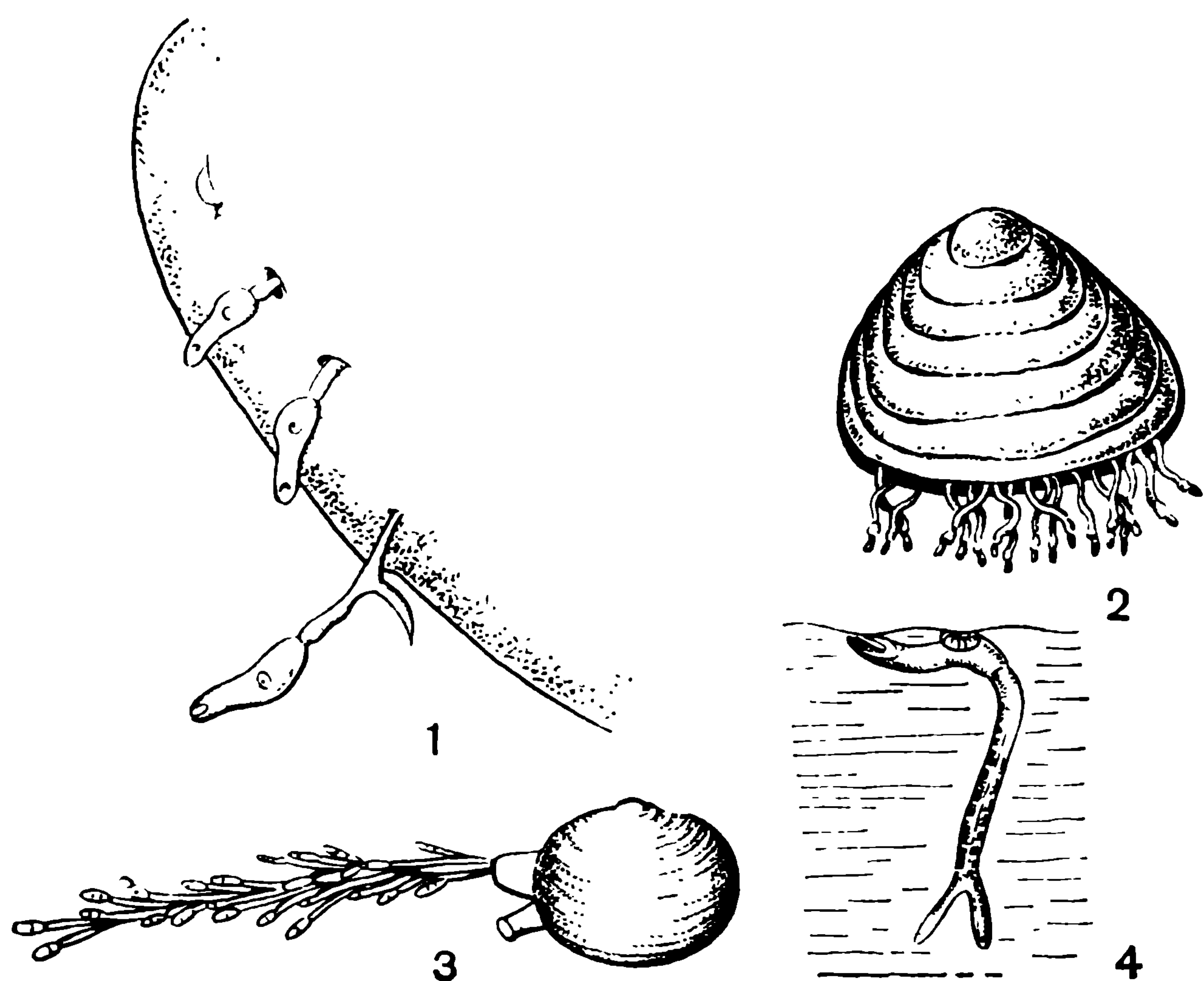


Рис. 227. Выход церкарий из тела моллюска в воду и поза ожидания:

1 — вилохвостые церкарии (род Bilharzia) в процессе выхода через ткани мантии хозяина; *2* — церкарии (род Gorgodera), прикрепившиеся к раковине хозяина кончиками хвостов; *3* — выбрасывание церкарий (сем. Gorgoderidae) через клоакальный сифон моллюска; *4* — церкария (род Trichobilharzia), прикрепившаяся к поверхностной пленке.

лодильнике при 4—5 °С их можно сохранить живыми больше недели. Но в естественных условиях, летом, когда температура воды колеблется в пределах 15—20 °С, они живут не более 1—2 дней. Если церкарии очень мелкие (например, сем. Strigeidae) и запасы гликогена в их теле незначительны, они редко выживают дольше 12 ч. Впрочем, есть виды, которые на стадии личинки могут жить довольно долго, но в таком случае они малоподвижны. Примером могут служить церкарии семейства Schistosomatidae, мариты которых паразитируют в крови млекопитающих и птиц. Поднимаясь к урезу воды, названные церкарии прикрепляются снизу к поверхностной пленке (рис. 227) и висят неподвижно, почти не расходуя своих энергетических запасов. Они остаются живыми на протяжении 3—5 дней. В тот момент, когда рядом оказывается подходящий для них хозяин, церкарии молниеносно прикрепляются к его телу, и внедряясь через покровы, попадают в кровяное русло. Есть и другие долгоживущие церкарии, пассивно поджидающие появления второго промежуточного хозяина, роль которого выполняют разные представители морского планктона. Это личинки трематод отряда Hemiurida, заканчивающие развитие в морских рыбах. Хвост описываемых церкарий имеет причудливое строение и снабжен выростами, которые дают личинке возможность парить в толще воды. Иногда придатки хвоста расположены как спицы зонтика (рис. 226), которые то складываются, то раскрываются, позволяя церкарии несколько изменять свое положение. Необычен и способ заражения хозяина. Тело церкарий по большей части втянуто внутрь камеры, образованной вздутой частью хвоста. Там же помещается и особая полая внутри извергательная трубка. Когда хозяин проглатывает парящую в воде личинку, извергательная трубка выворачивается, как палец перчатки, и, действуя наподобие шприца, вводит тело личинки в ткани хозяина. Хвост со всеми его придатками отбрасывается.

В большинстве своем церкарии очень подвижные и быстро плавающие личинки. Их энергетические запасы распределены неравномерно. Дело в том, что при плавании само тело церкарии остается почти неподвижным, тогда как хвост совершает сильные гребные движения. В результате усиленной мышечной работы гликоген, содержащийся в хвосте, расходуется раньше, чем те запасы, которые сосредоточены в теле церкарии. Это имеет важное биологическое значение. Хвост представляет собой временный личиночный орган. Как только церкария прикрепляется к телу хозяина, он отбрасывается. Сама же личинка начинает вбуравливаться в ткани, что сопровождается энергичными движениями ее тела, требующими значительных затрат энергии. Но и после внедрения личинке необходима энергия, чтобы обеспечить получение первых порций питательных веществ. Словом, здесь мы сталкиваемся с тем же явлением, которое было описано на с. 262.

Поиски хозяина, необходимого для дальнейшего развития церкарии, далеко не всегда завершаются успешно. По мере того как расходуется гликоген, сосредоточенный в хвосте, движения личинки становятся все более вялыми. Она теряет способность плавать и опускается на дно, где живет еще некоторое время за счет потребления гликогена тела. Каким же образом отыскивают церкарии необходимого хозяина? В их поведении можно заметить много общего с поведением мирацидиев. Но в выборе хозяина церкарии, пожалуй, менее разборчивы. Успех поисков обеспечивается сочетанием таксисов, работы сенсилл, способа передвижения и даже характером суточного выхода церкарий из моллюска в воду. В отличие от мирацидиев, церкарии обычно появляются в воде в массовых количествах. Иногда церкарии выходят из моллюска равномерно, на протяжении всего светлого времени суток. Обычно это свойственно тем трематодам (например, печеночной двуустке), жизненный цикл которых проходит без участия второго промежуточного хозяина. Покинув моллюска, церкарии названного вида поднимаются к урезу воды. Личинки оседают на прибрежной траве или на поверхностной пленке воды. Они отбрасывают хвост и инцистируются, одеваясь плотной прозрачной оболочкой. В таком состоянии личинки (теперь они называются адолескариями) могут оставаться живыми очень долго, даже в ско-

шенном и высушенном сене. Овцы и коровы заглатывают их вместе с травой, водой, сеном и заражаются. У тех трематод, жизненный цикл которых связан с наличием второго промежуточного хозяина, церкарии выходят из моллюска лишь в строго определенное время суток. Если хозяин ведет ночной образ жизни, то и массовый выход церкарий обычно приурочен к ночному времени; если он активен днем, церкарии, как правило, выходят днем. Немалое значение имеет и температура, стимулирующая массовый выход церкарий. Поясним роль этих адаптаций на конкретном примере.

Церкарии сосальщика Maritrema subdolum, который во взрослом состоянии паразитирует в кишечнике птиц, развиваются в спороцистах — паразитах *морских брюхоногих моллюсков* (Hydrobia ulvae). В условиях эксперимента церкарии этого вида выходят один раз в сутки и только при температуре 28—30 °С. Между тем H. ulvae — обитатели северных морей, где такая температура воды обычно не отмечается. Однако во время отлива на обсыхающей литорали, между камнями или в неровностях дна, всегда остаются небольшие лужицы. На Белом море в теплый солнечный день вода в таких лужицах быстро прогревается до 25—29 °С. Сюда и сползаются моллюски, различные ракообразные и другие мелкие беспозвоночные. Повышение температуры служит сигналом для массового выхода в воду церкарий M. subdolum, но эти личинки, выходящие из моллюска днем и при ярком солнце, проявляют отрицательный фототаксис и тотчас же устремляются под прикрытие водорослей (фукусов) или мелких камешков. Это непонятное на первый взгляд явление объясняется просто. Вторым промежуточным хозяином M. subdolum служат бокоплавы Gammarus locusta, которым свойствен отрицательный фототаксис. В лужицах эти рачки всегда держатся под камнями или фукусами, и церкарии благодаря особенностям их поведения попадают именно туда, где их встреча с хозяином наиболее вероятна. Когда церкарии оказываются в зоне обитания хозяина, возможность войти в соприкосновение с ним становится реальной. Но роль таксисов на этом не кончается. Если хозяин ведет придонный образ жизни, церкарии, направляемые положительным геотаксисом, как правило, опускаются на дно. Если хозяин живет в поверхностных слоях воды, геотаксис у церкарий обычно отрицательный. Все это удается наблюдать в экспериментальном аквариуме. Но в природе, где среда обитания неизмеримо более разнообразна, действие таксисов проявляется не столь прямолинейно. Вопрос о том, как ведут себя церкарии в естественном водоеме, нуждается в специальном изучении.

Большая роль принадлежит и хемотаксису. Реакции церкарий на исходящие от хозяина химические воздействия представляют собой впечатляющее зрелище. При изучении жизненного цикла одного вида вилохвостых церкарий в солонку с густой взвесью активно плававших личинок были помещены самые разные животные. Церкарии не реагировали на их появление, но когда в аквариум попала пиявка (Herpobdella octoculata), поведение церкарий резко изменилось. Через несколько минут пиявка была буквально облеплена сотнями личинок, которые ползали по ее телу и активно внедрялись в покровы.

Сам процесс внедрения происходит в несколько этапов. Прежде всего церкария должна хорошо закрепиться на поверхности тела хозяина, который резкими движениями пытается сбросить ее. Удержаться на теле хозяина церкарии помогают ее мускулистые присоски и клейкий секрет слизистых желез. Личинка быстро отбрасывает хвост и ползает по телу хозяина, отыскивая подходящее для внедрения место. Вероятно, важную роль при этом играют сенсиллы, сосредоточенные на ее переднем конце. «Определив» посредством сенсилл подходящее место, церкария располагается перпендикулярно к поверхности тела хозяина. С этого момента начинается второй этап — повреждение покровов хозяина. Многие церкарии (отряд Plagiorchiida и др.) снабжены сильным кутикулярным стилетом, имеющим вид копья или обоюдоострого ножа, который расположен на переднем конце тела и приводится в движение специальными мускулами. Стилетом церкария надрезает хитин членистоногих или кожу позвоночных животных (рис. 228). У других церкарий (отряд Strigeidida, Schistosomatida) развит особый «передний орган». Он располагается на месте ротовой присоски и представляет собой короткий и сильный хоботок, усаженный рядами крючьев, острия которых загнуты назад. Передний орган, подобно пальцу перчатки, может вворачиваться и вновь выворачиваться, царапая крючьями поверхность кожи хозяина. В нанесенную ранку церкария вводит секрет желез проникновения, протоки которых открываются на самом переднем конце ее тела. Этим секретом являются ферменты, переваривающие белки, протеазы, гиалуронидаза, которая разрушает межклеточное вещество, и др. Последний этап заражения хозяина сводится к тому, что церкария энергичными мускульными усилиями (попеременное сокращение и вытягивание тела) постепенно внедряется в толщу поврежденного ею участка покровов (рис. 228). Внедрившаяся личинка паразита вскоре инцистируется в толще тканей или во внутренних органах хозяина, окружаясь плотной, но тонкой оболочкой. С этого момента она называется метацеркарией (вторая личиночная фаза мариты).

Далеко не все церкарии способны к активному внедрению через покровы. Многие виды попадают в хозяина пассивно. Особенно любопытны адап-

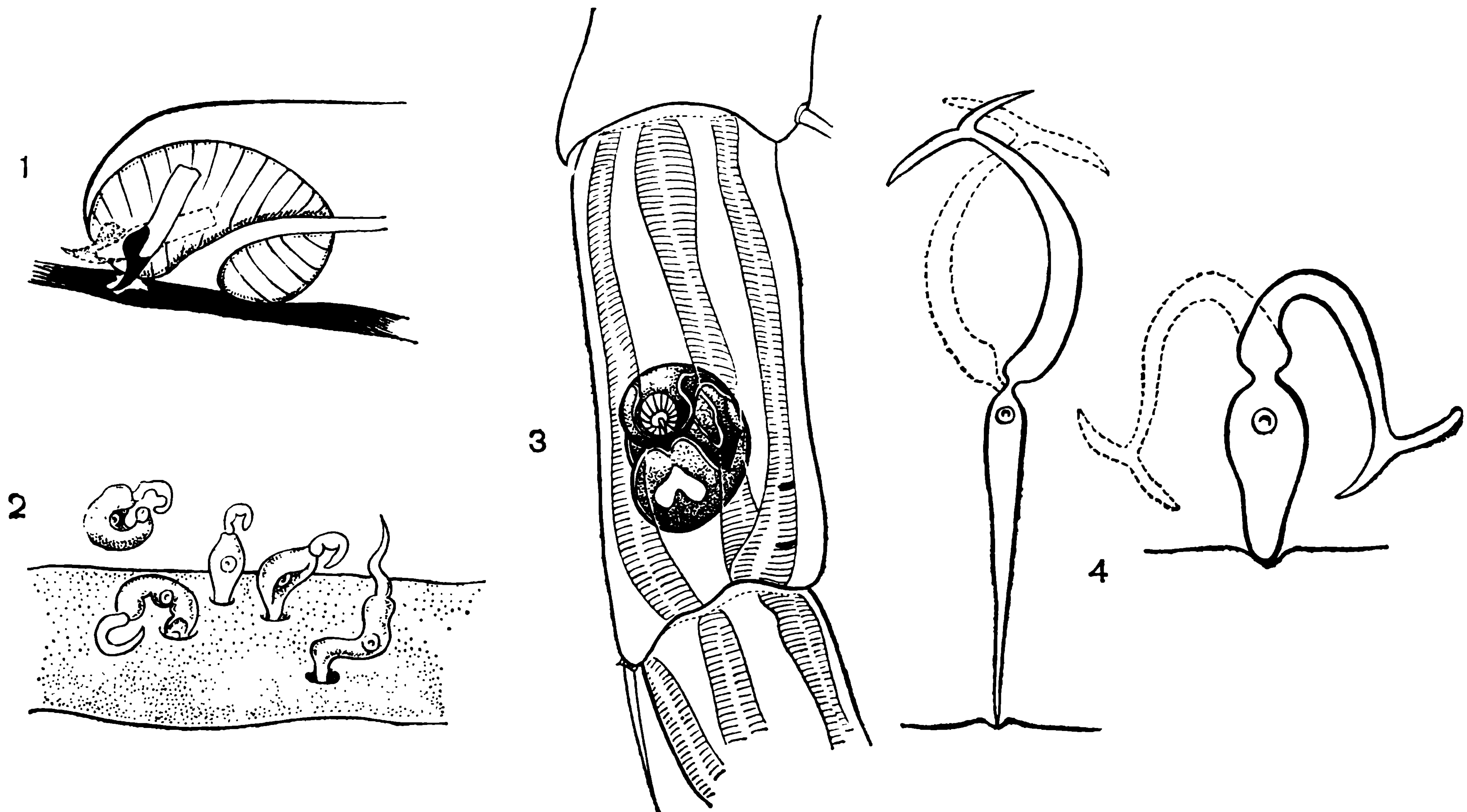


Рис. 228. Внедрение церкарий в тело второго промежуточного хозяина:

1 — схема, показывающая характер движения церкарии, прорезающей хитин насекомого; 2 — стилетные церкарии, проникающие в кожу головастика; 3 — личинка рода Maritrema, проникшая в ножку рачка гаммаруса; 4 — характер движений тела и хвоста церкарии (род Schistosoma) в ходе внедрения под кожу млекопитающего.

тации к пассивному заражению, связанные со своеобразной мимикрией. Явление мимикрии широко распространено среди насекомых. Суть его сводится к тому, что незащищенные виды подражают своим обликом и окраской защищенным насекомым, ядовитым или жалящим. Церкарии и спороцисты напоминают внешним обликом мелких животных, которыми обычно питаются рыбы или птицы. Встречается это явление не так уж часто. Классическим примером могут служить церкарии рода Azygia, имеющие огромный по сравнению с телом хвост, длина которого достигает нескольких миллиметров. Хвост окрашен в темный серо-коричневый цвет и, непрерывно изгибаясь, напоминает движением, цветом и общим обликом личинок комаров. Мелкие рыбки с жадностью набрасываются на церкарий и поедают их. Огромный хвост переваривается, а сама церкария прикрепляется к стенке желудка. Она длительное время остается живой, но не растет. Только в том случае, когда зараженная рыбка становится жертвой щуки, паразит приживается в желудке хищника и достигает там половозрелости. Мелкие рыбки, питающиеся планктоном, играют в этом цикле роль резервуарного хозяина, в котором происходит накопление паразитов, причем последние живут, но не растут и не развиваются.

Огромными, окрашенными в темный цвет хвостами, не образующими камер на переднем конце, обладают и некоторые церкарии семейства Echinostomatidae. Чаще всего они заканчивают развитие в птицах, а рыбы, проглотившие церкарий, играют роль второго промежуточного хозяина. Особенно интересны некоторые представители рода Echinochasmus, церкарии которых соединяются кончиками хвостов и образуют крупные, хорошо заметные в воде плавающие шары (рис. 229). Они напоминают шаровидные колонии коловраток (с. 328) и охотно поедаются рыбами. Когда шар проглочен, церкарии молниеносно отрываются от объединенных хвостов и инцистируются на жабрах рыбы.

Наиболее яркий пример мимикрии дает жизненный цикл сосальщиков из рода Leucochloridium — паразитов птиц. Если пройти вдоль берега небольшого ручья, реки, пруда или озера, то на прибрежной растительности, часто у самой воды, можно увидеть множество небольших наземных улиток—*янтарок*, получивших название за цвет их прозрачной раковины. Внешне все улитки выглядят одинаково, но при беглом осмотре может показаться, что впереди одной или двух улиток ползут маленькие, ярко окрашенные полосатые гусеницы, чаще всего зеленые или коричневые. Присмотревшись к ним внимательнее, можно увидеть, что гусеницы не ползут, они как будто приклеены к улитке, и только непрерывные сокращения их тела создают иллюзию движения. На самом

деле это вовсе не гусеницы, а лишь похожие на них спороцисты сосальщиков Leucochloridium, которые заключены внутри полых и совершенно прозрачных щупалец моллюска (цв. табл. 47). Впервые эти удивительные спороцисты были обнаружены еще в начале прошлого века немецким зоологом Карусом (1835), который сам был поражен сделанным им открытием. Вскрыв спороцист и обнаружив в них неполовозрелых трематод, ученый определил систематическое положение этих животных, которых назвал Leucochloridium paradoxum (в переводе «бело-зеленый удивительный»). Однако жизненный цикл названного вида удалось раскрыть лишь много десятилетий спустя.

Улитки заражаются, проглатывая попавшие на листья растений яйца сосальщиков. В яйцах уже содержатся мирацидии, которые, вылупляясь в кишечнике моллюска, внедряются в его печень и вскоре превращаются в своеобразную разветвленную спороцисту. Развивающиеся в ней церкарии не имеют хвоста и никогда не выходят во внешнюю среду. Ветви спороцисты растут неравномерно. Самые крупные из них, заполненные развитыми церкариями, приобретают подвижность. Не отрываясь от общего столона, они пробираются между органами хозяина и проникают в его щупальца, непомерно растягивая их. Толстые мешковидные ветви спороцисты приобретают яркую окраску, чаще всего зеленую или бурую, нередко с белыми полосами и темными красно-коричневыми пятнами (цв. табл. 47). Окраска и пульсирующие движения спороцист привлекают внимание птиц. Это можно доказать простым опытом.

Если в большую кювету поместить сотни янтарок и среди них одну со спороцистами, пущенный туда птенец, способный сам хватать пищу, немедленно склевывает единственного зараженного моллюска, не обращая на остальных внимания. В кишечнике птицы церкарии высвобождаются из спороцисты, которая переваривается, и прикрепляются мощными присосками к стенке прямой кишки, где и превращаются в мариту.

Мы привыкли рассматривать трематод как паразитов, вызывающих тяжелые заболевания, причиняющих большой хозяйственный ущерб, а иногда угрожающих здоровью и даже жизни человека. Это верно. Но чем глубже становятся наши знания о взаимоотношениях между животными в пределах отдельных экологических систем, тем чаще убеждаемся в том, что безусловно вредных животных не бывает, что все они играют ту или иную (подчас очень важную) роль в природе. Исследования последних лет, проводившиеся под руководством московских гельминтологов А. А. Шигина и В. Е. Сударикова, показали, что трематоды не составляют исключения из этого общего правила. Церкарии, а возможно и

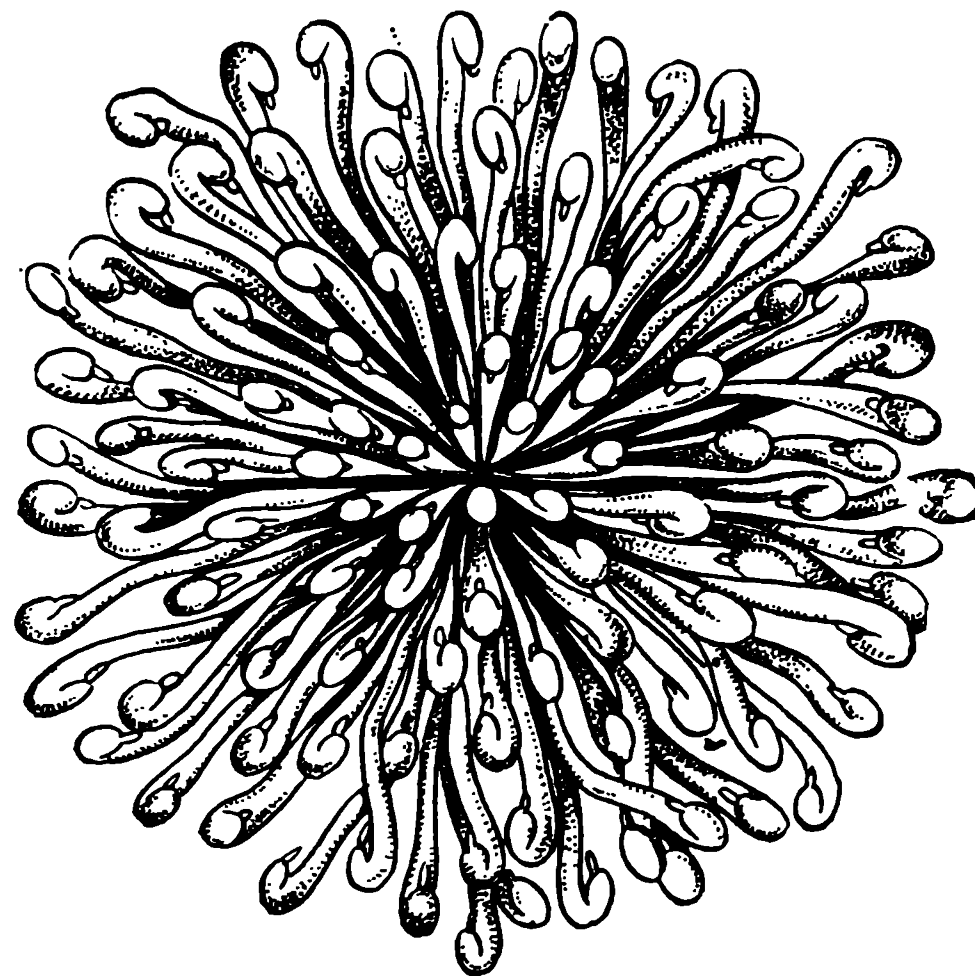


Рис. 229. Церкарии с «гигантскими» хвостами, которые, соединяясь, образуют шаровидное скопление, напоминающее колонию коловраток.

мирацидии, составляют существенную часть планктонных сообществ. Эти личинки, тело которых содержит очень высокий процент гликогена, несомненно, представляют собой полноценную пищу для мелких планктонных животных.

Церкариями питаются многие коловратки. Эти крошечные планктонные хищники заглатывают мелких церкарий целиком. Но они способны нападать и на добычу, превышающую их по размерам, и, разрывая тело жертвы, жевательным аппаратом пожирают ее. Одна коловратка за свою недолгую жизнь съедает около 400 церкарий. Коловратки нормально растут и размножаются даже в том случае, если их кормят одними церкариями. Другой потребитель личинок трематод — малощетинковый червь *хетогастер* (Chaetogaster limnaei), живущий в мантийной полости многих пресноводных улиток. Он относится к истинным комменсалам и питается не за счет своего хозяина, а мелкими планктонными животными. Тело хетогастера совершенно прозрачно; рассматривая его под микроскопом, можно легко определить состав поглощаемой им пищи, которая просвечивает через стенки кишечника. Помимо мелких коловраток, простейших и одноклеточных водорослей, там всегда можно обнаружить мирацидиев и церкарий. Удается длительное время содержать хетогастеров на «диете», состоящей из одних церкарий. Черви при этом не только живут, но и интенсивно размножаются. Активно пожирают церкарий и планктонные рачки — дафнии и циклопы. Расчеты показывают, что в природных очагах диплостоматоза (тяжелого заболевания рыб, вызываемого церкариями рода Diplostomun) рачки выполняют роль санитаров, так как выедают практически всех выходящих в

воду церкарий. Питаются ими и многие водные насекомые, например клопы Corixa, личинки стрекоз и поденок. Наконец, церкарий охотно едят и мальки рыб. Показательны в этом отношении результаты опыта, в котором два малька воблы, содержавшиеся в аквариуме с зараженными моллюсками, уничтожали за сутки около 4—5 тыс. личинок. На первый взгляд питание мальков церкариями кажется парадоксальным — ведь многие из них паразитируют в рыбах и вызывают тяжелые заболевания. Но не все церкарии используют рыб в качестве хозяина, а те из них, которые становятся паразитами, проникнув через покровы рыбы, будучи проглочены, не приживаются, а перевариваются. Все это заставляет по-новому взглянуть на роль трематод в биоценозах. Борьбу с трематодами, опасными для человека и животных, следует осуществлять на строго научной основе, помня о том, что за миллионы лет эволюции экологических систем они настолько сбалансированы, что грубое и необдуманное вмешательство человека может привести к нежелательным, а порой и непредвиденным результатам.

Метацеркария. Следующая за церкарией фаза личиночного развития мариты носит название метацеркарии, если личинка инцистируется в организме второго промежуточного хозяина, или адолескарии, если инцистирование происходит во внешней среде. По строению и биологии личинки этих двух типов несколько отличаются друг от друга.

Адолескария одета плотной защитной оболочкой, которая состоит из 2—4 слоев, предохраняющих личинку от неблагоприятных воздействий внешней среды. Свернувшаяся в цисте адолескария почти неподвижна, и поэтому запасы гликогена в ее паренхиме расходуются очень медленно. Это позволяет личинке сохранять жизнеспособность в течение длительного времени, но она не растет и не претерпевает никакого развития. Метацеркарии, паразитирующие во втором промежуточном хозяине, как правило, заключены в цисты с очень тонкой, по большей части однослойной стенкой. Иногда они вообще не инцистируются (например, сем. Diplostomatidae, Gymnophallidae) и лежат в тканях хозяина свободно или даже передвигаются в них. Личинки питаются за счет хозяина и растут, иногда значительно увеличиваясь в размерах. Нередко на этой фазе развития начинается (или полностью завершается) развитие органов половой системы. В таких случаях (например, у сосальщиков сем. Microphallidae) паразиты обнаруживают узкую специфичность по отношению к хозяину. Иногда метацеркарии даже начинают откладывать яйца, которые накапливаются внутри цисты, но, как правило, не попадают наружу. Ведь обычно метацеркарии локализуются в мышцах, в полости тела или во внутренних органах хозяина, изолированных от внешней среды. Впрочем, у многих видов связь метацеркарий с внешней средой сохраняется и обусловлена способом заражения хозяина. Так, личинки некоторых представителей семейства Echinostomatidae (Petasiger и др.) засасываются рыбой вместе с водой и могут инцистироваться на стенках ее ротовой полости или на постоянно омываемых водой жабрах. Личинки других *эхиностоматид*, оседая на поверхности тела улиток, заползают в их дыхательное отверстие и инцистируются на внутренних стенках легочной полости.

Для многих трематод характерно активное внедрение в покровы рыб, амфибий или водоплавающих птиц. Метацеркарии инцистируются непосредственно в месте внедрения — в мышцах или подкожной клетчатке. Но немало и таких видов, которые, внедрившись в хозяина, длительно мигрируют по его телу, используя кровеносные сосуды или передвигаясь прямо через ткани. Они двигаются до тех пор, пока не достигнут места своего окончательного поселения — очень часто в мозге или в глазах рыбы. Это «путешествие» сопровождается многочисленными внутренними кровоизлияниями, в результате которых наступает серьезное заболевание, а иногда и гибель хозяина, особенно при массовом нападении церкарий. Больные рыбы делаются вялыми, часто держатся ближе к поверхности водоема, где становятся легкой добычей чаек, в кишечнике которых паразиты вырастают до взрослого состояния.

Молодые мариты, т. е. метацеркарии, только что проглоченные окончательным хозяином, тоже часто проделывают в его теле длительные миграции. Дело в том, что паразит, попав в кишечник хозяина, как правило, стремится покинуть его (так называемая «реакция бегства»), потому что на этой стадии развития он еще не способен противостоять ни воздействию пищеварительных ферментов, ни перистальтическим сокращениям кишечника, выносящим его наружу. Паразиты проникают в полость тела или кровеносные сосуды и, проделав миграцию, либо возвращаются в кишечник, претерпев физиологические и морфологические изменения, необходимые для жизни в этом органе, либо поселяются в других местах. Так, проглоченные с травой адолескарии печеночной двуустки, высвободившись из цисты, проходят сквозь стенку кишки млекопитающего и оказываются в полости его тела. Они пробираются к печени, внедряются в нее и начинают поглощать клетки печеночной паренхимы. Паразиты в полном смысле слова «выедают» себе дорогу, пробираясь через толщу печени к желчным протокам, в которых и поселяются. Подобные, а порой и гораздо более сложные миграции описаны и для многих других трематод (Paramphistomum, Cyclocoelum, Alaria и др.). Нередко именно в этот период жизни паразиты особенно опасны для хозяина.

ТРЕМАТОДЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Среди трематод известно немало видов, которые, поселяясь в тех или иных органах человека и животных, могут вызывать тяжелые нарушения в их работе и становятся причиной серьезных, иногда даже смертельных болезней.

Фасциолез. Печеночная двуустка (рис. 230), о которой не раз шла речь в этой книге, паразитирует в желчных ходах печени мелкого и крупного рогатого скота, в редких случаях встречается и у человека. Это опасный паразит, жизненный цикл которого проходит с участием лишь двух хозяев. Первым служит пресноводная улитка малый прудовик (Lymnaea truncatula), вторым (окончательным) — различные млекопитающие и человек. Мариты отличаются очень высокой плодовитостью. Яйца для развития непременно должны попасть в воду. При благоприятных температурных условиях через 17—18 дней из них выходят мирацидии, которые, поднимаясь к урезу воды, внедряются в мантию или ногу улитки, проникают в кровеносные лакуны и превращаются в мешковидные материнские спороцисты. В последних развиваются редии, которые, вырастая, разрывают спороцисту, попадают в полость тела моллюска и внедряются в его печень. Через 30—70 дней от начала заражения в воду начинают выходить церкарии. Они поднимаются к урезу воды и инцистируются на траве или на поверхностной пленке. Скот заражается, проглатывая адолескарий с травой или водой, человек — при питье сырой воды из мелких водоемов, часто образующихся на заболоченных лугах. Именно в таких временных водоемах охотно поселяются малые прудовики. Поэтому в дождливые годы фасциолез распространен шире, чем в засушливые. Это тяжелое заболевание особенно опасно в то время, когда личинки паразита мигрируют через печень, разрушая ее. Больные животные становятся вялыми, худеют, у коров снижаются надои молока. Но особенно опасен фасциолез для молодняка. Сейчас благодаря хорошо разработанным приемам лечения и профилактическим мероприятиям (осушение заболоченных пастбищ, уничтожение моллюсков и т. д.) распространение фасциолеза сократилось.

Фасциолез у человека протекает в тяжелой форме, в остром периоде связанной с высокой температурой, сильными болями, желтухой, расстройствами пищеварения и другими тяжелыми симптомами. Чтобы уберечься от фасциолеза, нужно помнить о том, что нельзя пить воду даже, казалось бы, из чистых луж на заболоченных пастбищах.

Дикроцелиоз — заболевание печени рогатого скота (преимущественно овец), связанное с поселением в желчных протоках другого сосальщика — *ланцетовидной двуустки* Dicrocoelium dendriticum (или D. lanceolatum, рис. 230).

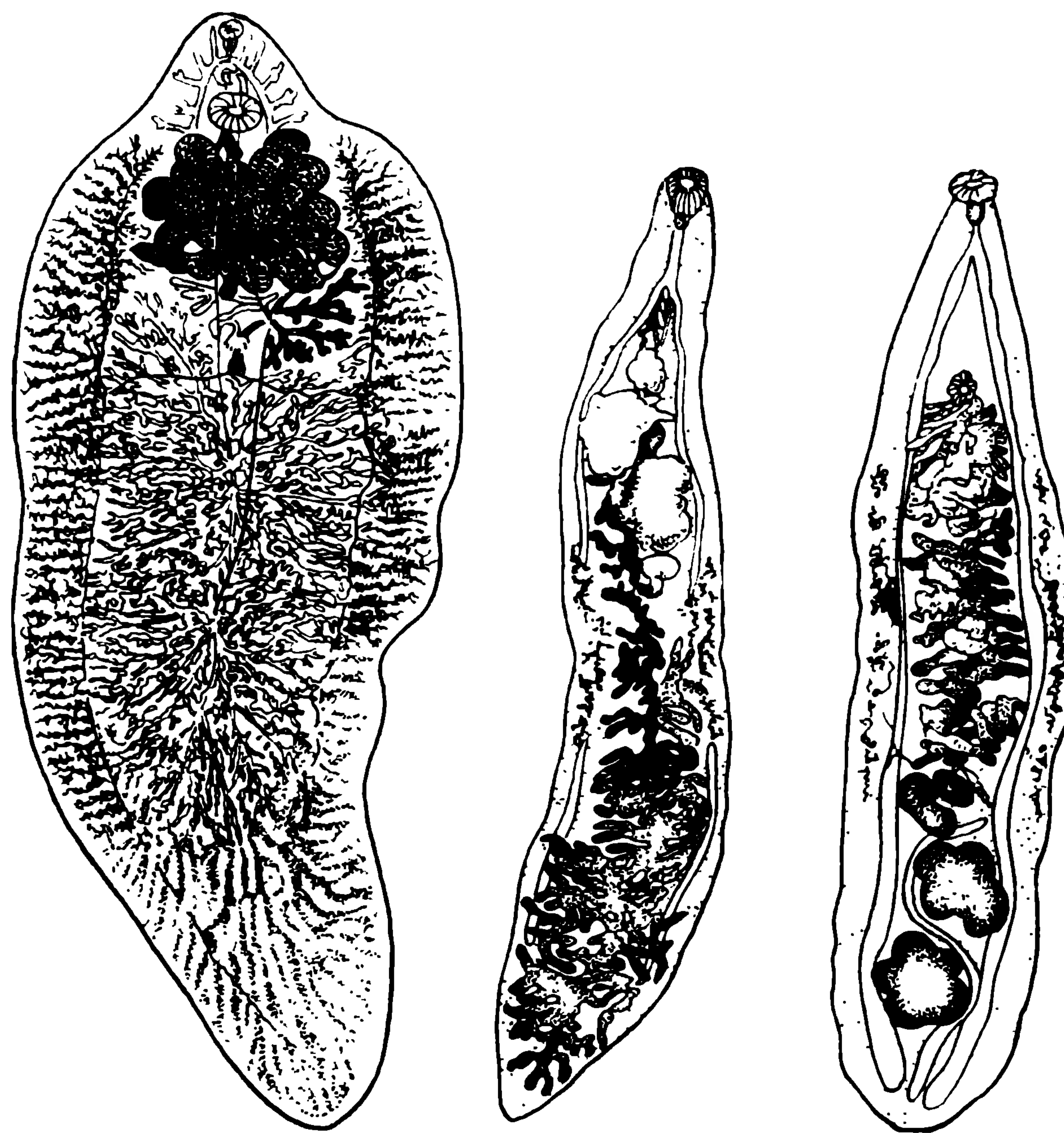


Рис. 230. Трематоды, вызывающие тяжелые заболевания человека и домашних животных:

слева направо — печеночная двуустка (Fasciola hepatica); ланцетовидная двуустка (Dicrocoelium dendriticum); кошачья, или сибирская, двуустка (Opisthorchis felineus).

Болезнь протекает сходно с фасциолезом, но в смягченной форме. Заболевание животных сказывается на их продуктивности. Гибель отмечается не часто, хотя степень заражения может быть очень высокой — до 50 тыс. червей у одного животного. Заражение человека хотя и возможно, но встречается редко, что связано с особенностями крайне своеобразного жизненного цикла ланцетовидной двуустки.

На протяжении долгого времени жизненный цикл этого сосальщика оставался загадкой. Лишь в 30-х годах нашего столетия известный немецкий зоолог Нейгауз опубликовал результаты своих работ, раскрывших ход развития ланцетовидной двуустки. Оказалось, что ее первым промежуточным хозяином служат не пресноводные, а наземные улитки из родов Helicella, Zebrina, Theba и др. Откладываемые маритой зрелые яйца уже содержат в себе мирацидиев, которые не выходят во внешнюю среду и потому не имеют глаз. Яйца, выведенные из кишечника хозяина, попадают на траву или поверхность земли. Они обладают очень плотной и сложно устроенной скорлупкой, благодаря чему выдерживают высыхание, замораживание и воздействие некоторых химических соединений. Если улитка проглотит такое яйцо, то в ее кишечнике крышечка яйца открывается, мирацидий выходит из скорлупки и внедряется в печень хозяина, превращаясь в разветвленную материнскую спороцисту. В ней развиваются до-

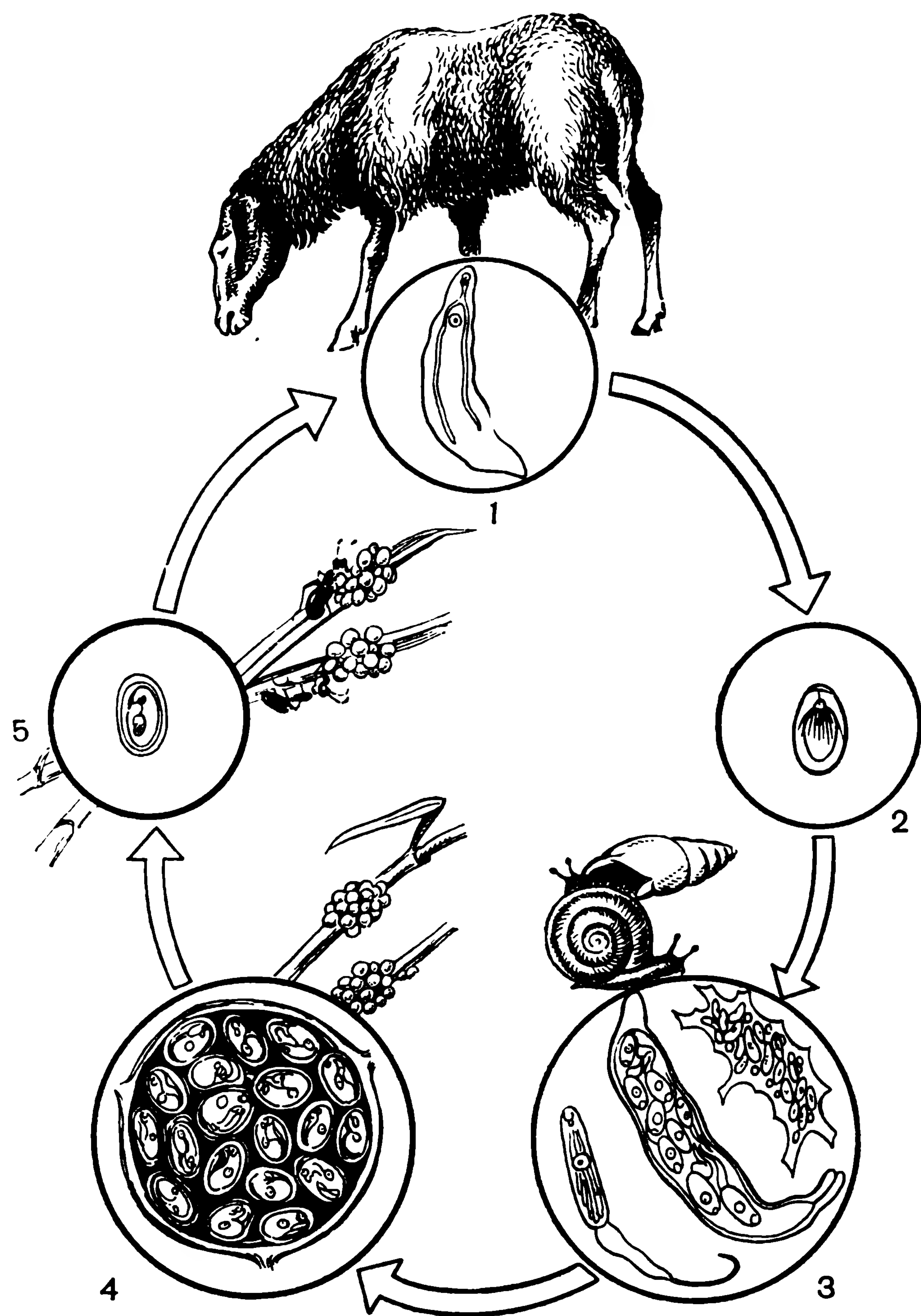


Рис. 231. Жизненный цикл ланцетовидной двуустки:
1 — марита; *2* — яйцо; *3* — партениты и церкария; *4* — сборная циста; *5* — метацеркария,

черние спороцисты, которые начинают отрождать церкарий. Это происходит через 4—5 месяцев после того, как улитка проглотила яйцо. Мы уже знаем, что церкарии — в большинстве случаев свободноплавающие личинки. Но как же смогли приспособиться к условиям существования церкарии, развившиеся в наземной улитке? Оказалось, что, покинув спороцисту, они проникают в легочную полость моллюска и накапливаются там. Выделяя обильную слизь, личинки слипаются в большие комки. При дыхательных движениях моллюска эти цисты при каждом выдохе одна за другой выдавливаются через легочное отверстие наружу. За ползущей улиткой на траве остаются светлые слизистые комочки. Наружный слой слизи на воздухе быстро подсыхает, и под образовавшейся тонкой плотной пленочкой церкарии остаются живыми.

Собрав травинки с прилипшими к ним слизистыми комочками, ученый скормил их ягненку. Через некоторое время в печени ягненка было обнаружено множество ланцетовидных двуусток. Открытие Нейгауза стало сенсационным, многолетняя загадка была разрешена.

В начале 40-х годов дикроцелиоз широко распространился в США. Американский паразитолог К р а л л решил повторить опыты Нейгауза. Однако сколько бы он ни скармливал ягнятам сборной цисты, заразить животных ланцетовидной двуусткой не удавалось. Оказалось, что в жизненном цикле ланцетовидной двуустки имеется еще один, второй, промежуточный хозяин (рис. 231). Не овцы, а рабочие муравьи-фуражиры, собирающие пищу для обитателей муравейника, подхватывают с травинок слизистые комочки. В кишечнике муравья, проглотившего сборную цисту, церкарии освобождаются от слизи и выходят через стенку его кишечника в полость тела. Здесь они инцистируются, становясь метацеркариями. Но одна личинка сохраняет подвижность. Пробираясь между внутренними органами муравья, она продвигается к голове и в конце концов внедряется в мозговой ганглий, где и остается, не инцистируясь. Постоянное присутствие паразита в мозге насекомого оказывает сильное воздействие на его инстинкты и поведение. В течение дня муравей ведет себя как обычный фуражир. Но к вечеру, когда его собратья уходят в гнездо, зараженный фуражир всползает на травинку, крепко сжимает ее челюстями и, надолго потеряв способность к движению, повисает на травинке до утра. В очагах дикроцелиоза возле муравейников всегда можно видеть этих неподвижно висящих муравьев. Их вместе с травой и поедают овцы, заражаясь таким образом метацеркариями ланцетовидной двуустки.

В чем же заключалась ошибка Нейгауза, первым исследовавшего жизненный цикл Dicrocoelium dendriticum? Вероятно, служитель, ухаживавший за подопытными овцами, не доглядел за ягненком, получившим порцию сборных цист. Видимо, животное успело съесть пучок травы с висящим на ней муравьем и заразилось метацеркариями, что исказило результаты опыта.

Описторхоз. Заболевание вызывается кошачьей, или сибирской, двуусткой Opisthorchis felineus (рис. 232), мариты которой тоже паразитируют в желчных ходах печени млекопитающих. Как и у ланцетовидной двуустки, в зрелых яйцах этого паразита заключены уже вполне развитые мирацидии, лишенные глазка. Яйца должны попасть в воду, но мирацидии из них не выходят до тех пор, пока не будут съедены первым промежуточным хозяином — моллюском из рода Bithynia. Это небольшие улитки с крепкой башневидной раковинкой, устье которой животное может закрывать известковой крышечкой. Дышат они не легкими, а жабрами и относятся к так называемым *переднежаберным моллюскам* (Prosobranchia). Из проглоченных битинией яиц выходят мирацидии. Пройдя сквозь стенку кишки, они оказываются

в гемоцеле моллюска и там превращаются в материнские спороцисты, в которых развиваются редии. Размножение и развитие партенит O. felineus продолжается очень долго — до полугода. Только по истечении этого срока в воду начинают выходить крупные, подвижные церкарии, длинный хвост которых снабжен хорошо развитой плавательной мембраной.

Церкарии оседают на тело многих видов пресноводных рыб (плотва, линь, лещ и др.) и, проникнув через покровы, инцистируются в мускулатуре. Окончательным хозяином служат различные рыбоядные млекопитающие, в том числе и домашние кошки, которых кормят рыбой (рис. 232). Очень часто заражается этим сосальщиком и человек. Хотя природный очаг описторхоза довольно широк, заражение человека ограничено в основном Сибирью, где принято употреблять в пищу мороженую рыбу или очень слабо соленую. При таком приготовлении метацеркарии остаются живыми и человек получает большую дозу паразитов, которые вызывают тяжелое и опасное заболевание. Хотя болезнь встречается и в европейской части нашей страны, главный центр ее распространения — бассейны рек Оби и Иртыша.

Болезнь протекает тяжело, с нарушениями в работе печени (воспаление желчного пузыря, желтуха). Чтобы избежать заболевания, необходимо употреблять только тщательно обработанную рыбу. Метацеркарий убивает горячее копчение, любая термическая обработка и засолка продолжительностью не менее 3—4 суток. К замораживанию паразиты довольно устойчивы, и крупную рыбу нужно держать при температуре —12 °С не менее 2—3 недель, чтобы рыба стала безопасной.

Шистосоматозы. Под этим названием объединяют заболевания, вызываемые тремя видами сосальщиков из рода Schistosoma: Sch. mansoni, Sch. haematobium и Sch. japonicum. Первые два вида — специфичные паразиты человека, третий встречается, кроме того, и у некоторых домашних животных. Все шистосомы паразитируют в крови хозяина.

Шистосоматоз — болезнь южных и тропических стран, широко распространенная в Африке, Юго-Восточной Азии и Южной Америке. По данным Всемирной организации здравоохранения, в мире насчитывается около 200 млн. человек, страдающих шистосоматозом. Вот почему над изучением биологии и физиологии шистосом, их жизненного цикла и географического распространения, симптомов болезни, способов ее лечения и предотвращения работает целая армия биологов и врачей.

Жизненный цикл у разных видов шистосом протекает одинаково и изучен достаточно хорошо (рис. 233). В нем участвуют два животных-хозяина: первый — моллюски, второй — человек, домашние и дикие млекопитающие, а для некоторых видов и водоплавающие птицы. Половозрелые

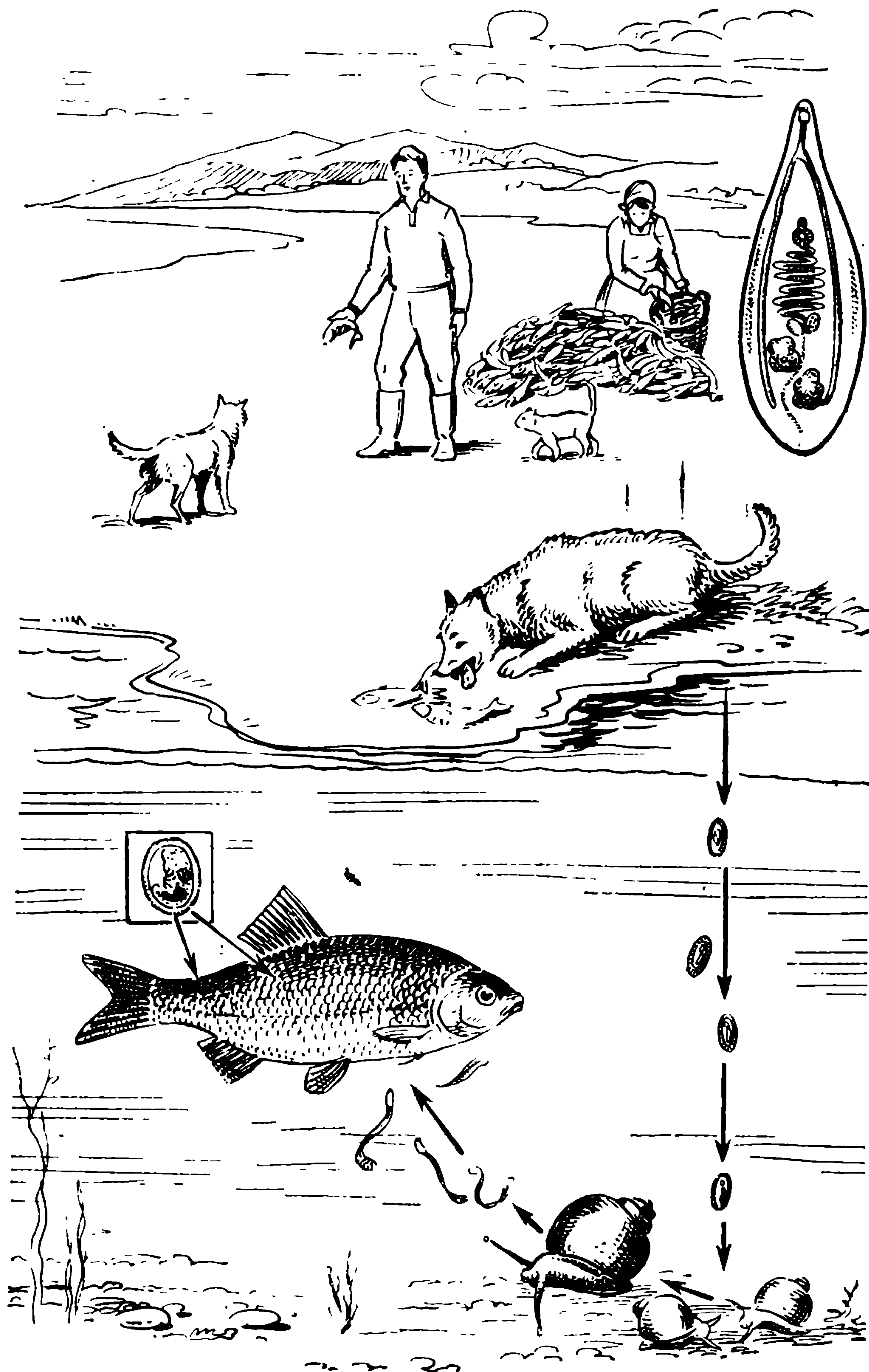


Рис. 232. Жизненный цикл кошачьей двуустки.

черви обычно поселяются в венозных сосудах. Sch. mansoni и Sch. japonicum — возбудители так называемого кишечного шистосоматоза — локализуются в мезентериальных венах. Sch. haematobium, вызывающий поражения мочевого пузыря и почек, обитает в венозных сплетениях мочеполовой системы. Взрослая самка шистосомы откладывает каждые 7—8 мин по одному яйцу непосредственно в кровь, где и происходит развитие мирацидия. С током крови яйца разносятся по телу больного и в конце концов задерживаются в капиллярах. Это приводит к их закупорке, разрывам и разрушению, что вызывает образование тромбов и мелких кровоизлияний. В результате яйца оказываются лежащими прямо в тканях и становятся центрами воспалительных очагов и абсцессов (нарывов), которые могут прорваться в кишечник или в просвет мочевого пузыря. Отсюда яйца выносятся во внешнюю среду. Развитие

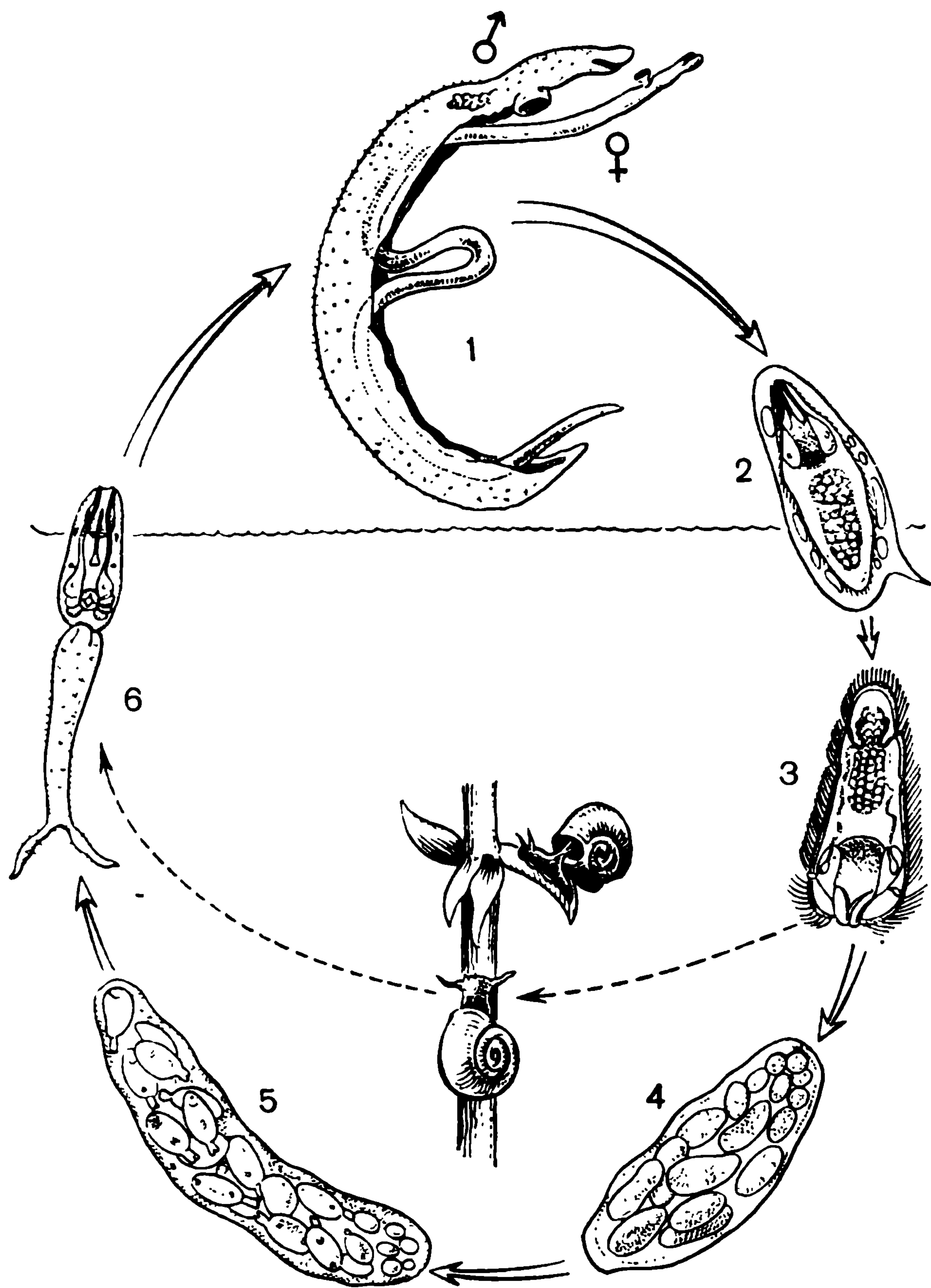


Рис. 233. Жизненный цикл шистосомы:
1 — взрослая особь; *2* — яйцо; *3* — мирацидий; *4* — материнская спороциста; *5* — дочерняя спороциста; *6* — церкария.

мирацидиев к этому времени обычно уже завершено, и как только яйцо попадает в воду, скорлупка его лопается (яйца шистосом не имеют откидывающейся крышечки) и мирацидий высвобождается (рис. 222). Происходит это в результате резкой смены осмотического давления.

Первым промежуточным хозяином шистосом служат ярко-красные улитки-катушки рода Biomphalaria, хорошо известные любителям аквариумов, улитки Bulinus с башневидными раковинками и переднежаберные (с крышечками) улитки Oncomelania. В теле моллюска мирацидий превращается в материнскую спороцисту, которая отрождает множество дочерних. Последние очень плодовиты: из моллюска, зараженного только одним мирацидием, ежедневно выходит в воду около 3500 церкарий, относящихся к одному полу. В крови окончательного хозяина потомки одного мирацидия могут давать начало либо только женским, либо только мужским особям.

Церкарии шистосом очень мелкие, размер их тела не превышает 0,2 мм. Хвост вилообразно расщеплен на конце и очень подвижен. С его помощью церкарии, как штопор, ввинчиваются в водную толщу, а поднявшись, неподвижно повисают, прикрепляясь брюшной присоской к поверхностной пленке (рис. 227). При соприкосновении с телом хозяина — купающегося или работающего в воде человека — они тотчас же нападают на него, с трудом преодолевая толстый роговой слой человеческой кожи. Через живую клеточную часть покровов церкарии проходят очень быстро. Весь процесс их внедрения тщательно изучен и занимает около 15 мин. Попав в кровяное русло, личинки шистосом сначала заносятся током крови в легкие, потом в печень и наконец (на 20—30-й день) в вены.

Уже сам процесс внедрения церкарий сопровождается сильным зудом, покраснением кожи, крапивницей. Миграция паразитов в легкие вызывает кашель и кратковременное повышение температуры. Следующие 2—3 месяца человек кажется здоровым, но потом наступает острый период болезни, характеризующийся высокой температурой, ознобами, сильной слабостью и исхуданием. После кратковременного периода кажущегося выздоровления начинают проявляться результаты повреждения пораженных паразитами органов: печени, кишечника, почек и мочевого пузыря. Заболевание сопровождается многочисленными побочными явлениями: нарушениями сердечной деятельности, образованием абсцессов в местах скопления яиц, разрастанием тканей, которые приводят к возникновению различных опухолей. Болезнь принимает хронический характер и может длиться годами. Болеют и взрослые, и дети. Заражение возможно только в воде, и поэтому оно либо связано с купаньем, либо носит профессиональный характер. Чаще всего болеют крестьяне, возделывающие залитые водой рисовые поля, рабочие, возводящие мосты, дамбы, и т. д. Лечить шистосоматоз трудно.

В нашей стране шистосоматоза нет, но распространено заболевание, известное под названием «зуд купальщиков». Оно связано с тем, что церкарии шистосом, паразитирующих в птицах (Bilharzia и др.), могут проникать в кожу человека, вызывая болезнь, соответствующую первой стадии истинного шистосоматоза. Птичьи паразиты при сильных заражениях могут спровоцировать и вторую (легочную) стадию, но на этом все и кончается, так как шистосомы птиц не могут существовать и развиваться в организме неспецифичного для них хозяина — человека.

Трематодозы рыб и птиц. Выше уже говорилось о том, что животные, которые служат для трематод вторым промежуточным хозяином, особенно сильно подвержены болезнетворному воздействию паразитов. Так, тяжелые и даже смертельные заболевания рыб, особенно молоди, вызывают метацеркарии сосальщиков из семейства Diplostomatidae, заканчивающие развитие в кишечнике рыбоядных птиц. Зараженные рыбы болеют и гибнут в ре-

зультате кровоизлияний, возникающих по пути миграции метацеркарий. Поселение их в хрусталике глаза рыб приводит к слепоте (паразитарная катаракта). Губительна и характерная для некоторых видов локализация метацеркарий в мозге рыб.

Известны случаи массовой гибели (эпизоотии) рыб и в вырастных прудах рыбоводных хозяйств, и в природных условиях. Обычно это происходит вблизи от колоний чаек, рассеивающих яйца сосальщиков названного семейства.

В дельтах больших рек — Волги, Днепра, Дуная и др. нередко можно видеть рыб, поверхность тела которых испещрена черными пятнами. Это заболевание, известное под названием черно-пятнистой болезни, очень опасно, особенно для мальков. Вызывается оно метацеркариями сосальщика Posthodiplostomum cuticola. Первым промежуточным хозяином данного паразита служат улитки-катушки (Planorbis), а окончательным — цапли, которые обычно селятся колониями и распространяют очень большое количество яиц. Метацеркарии P. cuticola инцистируются в подкожной клетчатке рыб. Вокруг каждой цисты вскоре образуется толстая соединительнотканая капсула, в которой накапливается черный пигмент, — так возникают пятна, придающие больной рыбе характерный облик (рис. 234). У зараженных рыб резко снижается количество гемоглобина, изменяется формула крови, они сильно худеют и погибают.

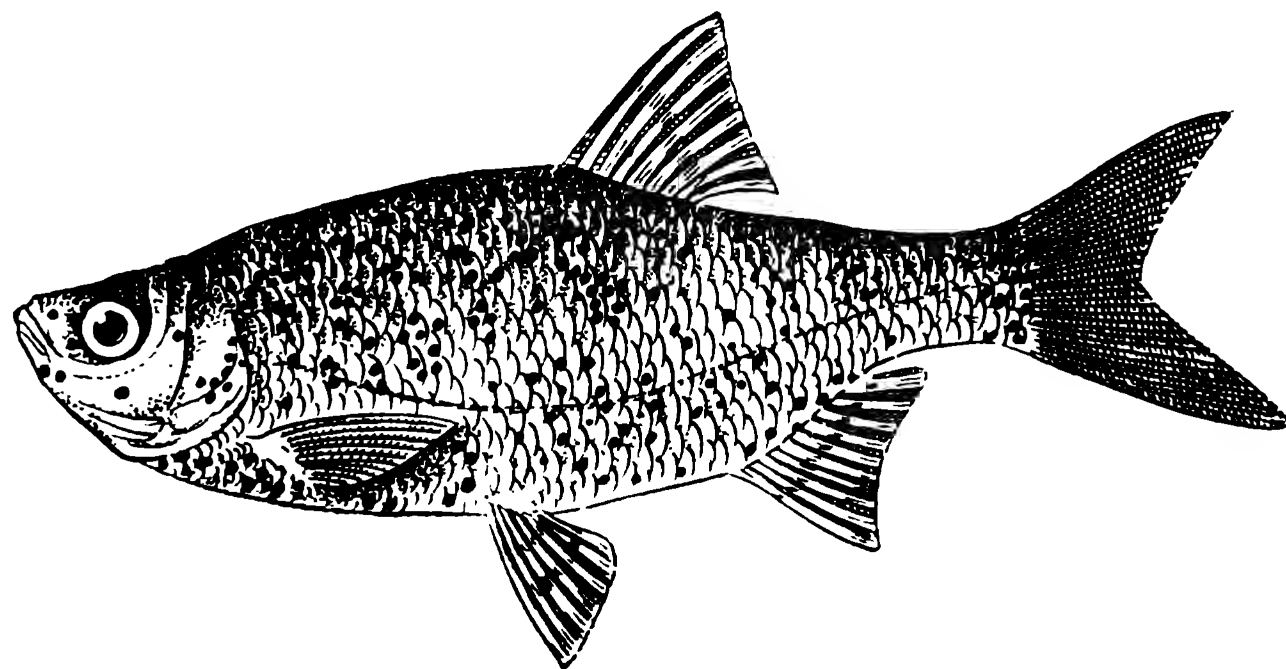


Рис. 234. Красноперка, пораженная метацеркариями — возбудителями черно-пятнистой болезни.

Из опасных паразитов диких птиц отметим лишь сосальщика Microphallus pygmaeus — возбудителя тяжелого заболевания ценной промысловой птицы гаги. Гага питается на морской литорали, где основную ее пищу составляют мелкие улитки из рода Littorina. В связи с особенностями жизненного цикла M. pygmaeus с каждым съеденным моллюском птица получает сотни метацеркарий, в кишечнике взрослой гаги насчитывается до 20—30 тыс. паразитов. Даже у двухнедельных птенцов число сосальщиков определяется 2—3 тыс. В результате взрослые птицы болеют, а птенцы гибнут. На Белом море, где гаги обычны и охраняются, периодически возникают эпизоотии, сильно сокращающие численность этих птиц.

КЛАСС АСПИДОГАСТРИДЫ (ASPIDOGASTREA)

Аспидогастриды представляют собой небольшую группу паразитических червей, до недавнего времени объединявшуюся с трематодами, которыми их сближают многие черты внутренней организации. Однако эти черты, в сущности, характерны для типа плоских червей в целом. Объединению же аспидогастрид с трематодами мешают принципиальные различия в ходе их жизненных циклов.

Аспидогастер был описан в 1827 г. знаменитым отечественным зоологом К. Бэром (1792—1876), который, обнаружив в околосердечной сумке двустворчатых пресноводных моллюсков (беззубок и перловиц) маленьких (2—3 мм длиной) червячков, отнес их к классу трематод. К. Бэр подробно описал находящееся на брюшной стороне тела червей странное образование в виде широкого диска, сложенного из множества тесно сближенных присосок (рис. 235). Впоследствии этот диск стал называться диском Бэра или прикрепительным диском и рассматривался как орган прикрепления паразита. Но за последние годы выяснилось, что диск Бэра выполняет разнообразные функции. Прежде всего это железистый орган, который несет многочисленные железы, выделяющие слизистый секрет. По сложной системе протоков он поступает в краевые органы, имеющие форму колбочек или реторт. В этих органах-резервуарах слизь накапливается и по мере надобности выводится наружу через специальные отверстия. Изливающаяся слизь играет, по-видимому, двоякую роль. С одной стороны, она усиливает прикрепительную функцию присосок, с другой — облегчает скользящее движение червя по поверхности тканей хозяина. Таким образом, диск Бэра, вероятно, обеспечивает две противоположные задачи—прикрепление паразита и его перемещение. Позднее выяснилось, что тегумент на дне каждой маленькой присоски имеет многочисленные микроворсинки. Одновременно в диске обнаружены фосфатазы — ферменты, участвующие в пищеварении и транспорте веществ. Это дало основание предполагать, что аспидогастер может с помощью диска Бэра частично переваривать прилежащие ткани хозяина и всасывать продукты пищеварения. Такой

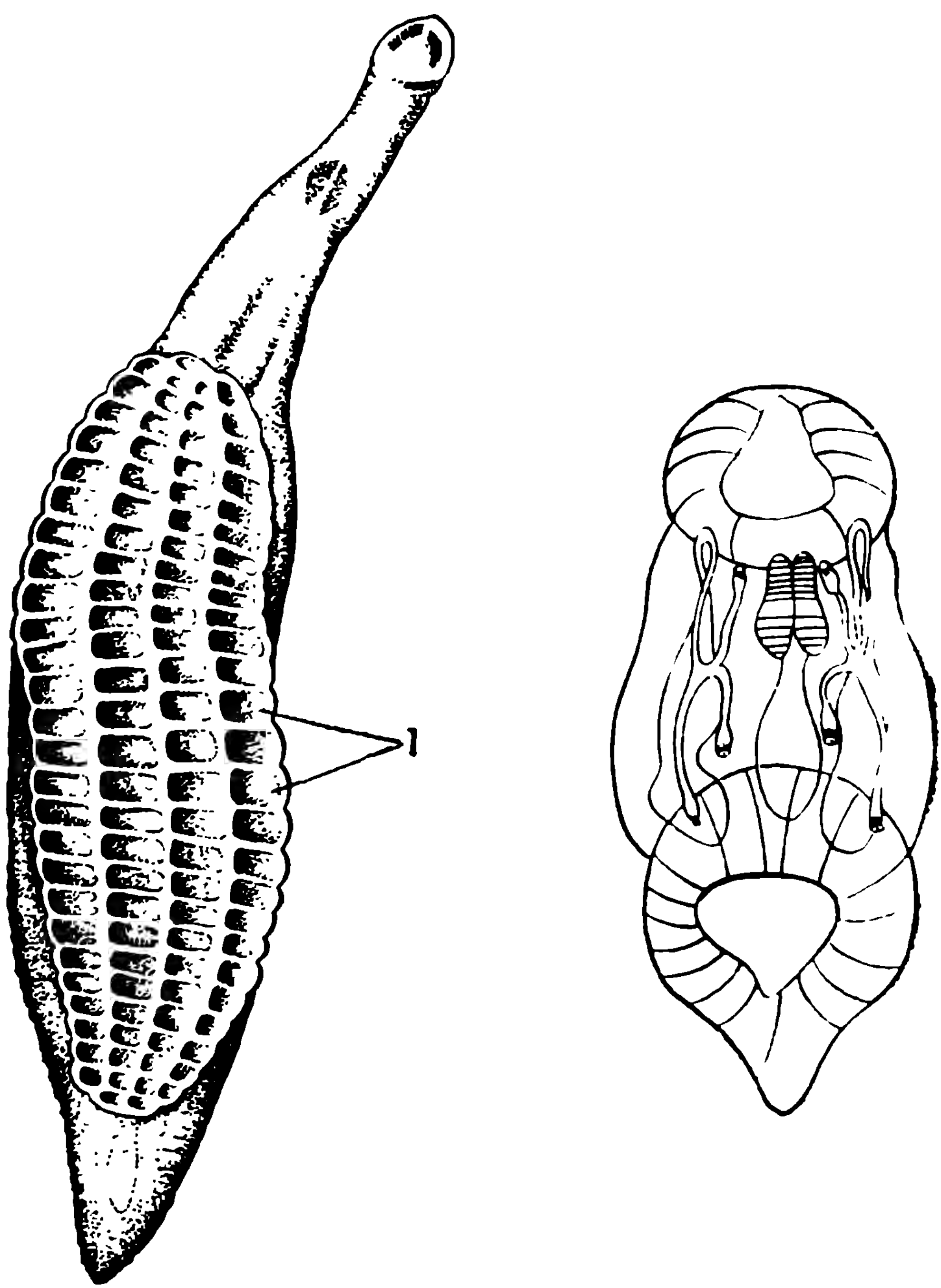


Рис. 235 Aspidogaster conchicola:
слева — половозрелая особь, вид с брюшной стороны; *1* — диски Бэра; *справа* — личинка с двумя присосками.

дополнительный к обычному внекишечный способ питания известен и у некоторых других паразитических червей.

Аспидогастридам, в отличие от трематод, свойствен простой жизненный цикл, который идет без чередования поколений. Развитие эмбриона по большей части завершается в матке родительской особи, и наружу выводятся яйца, в которых уже содержатся вполне зрелые личинки. На их заднем конце располагается очень крупная присоска (рис. 235). Реснички, как правило, отсутствуют, и поэтому личинки аспидогастрид не плавают, а ползают. Передвигаясь наподобие пиявки, они прикрепляются к субстрату то присоской, то передним концом — ротовой воронкой. Однако у некоторых примитивных родов (Cotylaspis, Multicotyle), яйца которых развиваются во внешней среде, личинки снабжены ресничками и могут плавать.

Подобно мирацидиям и церкариям трематод, расселительные личинки аспидогастрид не питаются и живут благодаря потреблению внутренних запасов гликогена. Сроки свободной жизни личинок непродолжительны и не превышают 24—33 ч. Для завершения жизненного цикла личинки должны попасть в хозяина, роль которого выполняют моллюски — чаще двустворчатые, реже брюхоногие. Во время метаморфоза гигантская присоска личинки превращается в диск Бэра, а у примитивных Stichocotyle распадается на множество отдельных присосок. Все развитие от яйца до половозрелой особи при температуре 20 °С занимает 270 дней. Любопытно, что ранние стадии развития аспидогастрид удается обнаружить только в моллюсках. Попытки заразить личинками позвоночных животных до сих пор оканчивались неудачно. Это дает основание считать, что моллюски служат аспидогастридам первым и обязательным хозяином. Некоторые виды (например, Aspidogaster conchicola) весь свой жизненный цикл совершают в моллюсках, другие во взрослом состоянии паразитируют в рыбах или черепахах. Для примитивных родов (Taeniaecotyle, Stichocotyle и др.), паразитирующих в печени и почках древних рыб (скатов, химеровых), характерны сложные жизненные циклы, связанные со сменой хозяев, иногда даже двукратной.

По-видимому, этот еще мало изученный класс плоских червей следует рассматривать как группу, близкородственную трематодам, возникшую от общего с ними корня. Расхождение, вероятно, произошло уже после того, как общие предки стали паразитами морских моллюсков.

КЛАСС МОНОГЕНЕИ (MONOGENOIDEA)

Общая характеристика. Класс *моногеней* представлен исключительно паразитическими животными. Большинство видов — эктопаразиты (поселяются на наружной поверхности тела животных-хозяев). Моногенеи паразитируют главным образом на рыбах, но есть виды, встречающиеся на амфибиях, а один вид — Oculotrema hippopotami — приспособился к обитанию под веками глаз бегемота. Размеры взрослых моногеней варьируют от нескольких долей миллиметра до 3 см.

Паразитический образ жизни наложил глубокий отпечаток на строение и биологию моногеней. Тело их отчетливо подразделяется на два отдела: собственно тело, в котором сосредоточены все внутренние органы, и хорошо развитый прикрепительный диск (рис. 236). Это сложно устроенное образование, которое несет хитиноидные крючья, присоски и специфические для моногеней органы прикрепления — клапаны.

Внутреннее устройство моногеней, хотя и имеет ряд своеобразных черт, в основном соответствует общему плану строения типа плоских червей. Покровы представлены погруженным эпителием (тегументом). Промежутки между органами заполнены

паренхимой, нервная система построена по типу ортогона, но, в отличие от трематод, имеет развитую поверхностную нервную сеть. Выводные каналы протонефридиев не сливаются, как у трематод, а открываются наружу самостоятельными отверстиями, которые расположены не на заднем, как у других плоских червей, а на переднем конце тела. Кишечник может быть мешковидным, двухветвистым или имеет форму замкнутого кольца. У крупных форм он обильно разветвлен (рис. 236). Ротовое отверстие находится на переднем конце. Внутри ротовой полости нередко развиваются небольшие присоски, обеспечивающие прикрепление переднего конца тела червя во время питания. Этой же цели служат и небольшие выросты, которые несут многочисленные железы, выделяющие клейкий секрет. У многих видов имеется одна или две пары глаз. Половая система гермафродитна. Имеется один, несколько или множество семенников, от которых отходят семепроводы. Сливаясь между собой, они образуют толстый, а иногда и длинный семенной пузырек. Женская половая система устроена почти так же, как у трематод, но отличается тем, что имеет особые протоки — влагалища, по которым семя другой особи поступает в семеприемник. Избытки семени и желточных клеток удаляются из оотипа не наружу, как у трематод, а в кишечник, для чего служит специальный кишечно-половой канал.

Органы прикрепления моногеней заслуживают особого рассмотрения. Наиболее распространены кутикулярные крючья, состоящие из прямой рукоятки и сильного серповидного острия (рис. 237). У низших моногеней по периметру прикрепительного диска обычно располагается 10—16 мелких крючочков, в центре же находится одна (например, у Gyrodactylus) или две (у Tetraonchus) пары крупных и сильных крючьев, приводимых в движение специальными мышцами. Крупные крючья соединены кутикулярными пластинками, к которым крепятся мышцы и которые служат опорой для всего диска. Вонзая крючья в жабры рыбы, паразит плотно заякоривается на хозяине. Благодаря подвижности крючьев моногенеи могут открепляться и переползать с места на место, а иногда и с одного хозяина на другого. Но в некоторых случаях (например, у Ancylodiscoides) прикрепление необратимо. Прикрепительный диск обрастает тканями хозяина, и паразит остается связанным с ним на всю жизнь. Для прикрепления к плотным и гладким поверхностям (например, к поверхности тела рыбы) обычно служат присоски. В редких случаях (как у паразита осетров Nitzschia sturionis) весь прикрепительный диск превращается в одну большую присоску. Чаще на диске развиваются шесть крупных мускулистых присосок (у Polystoma и др.). Нередко крючья встречаются в сочетании с присосками.

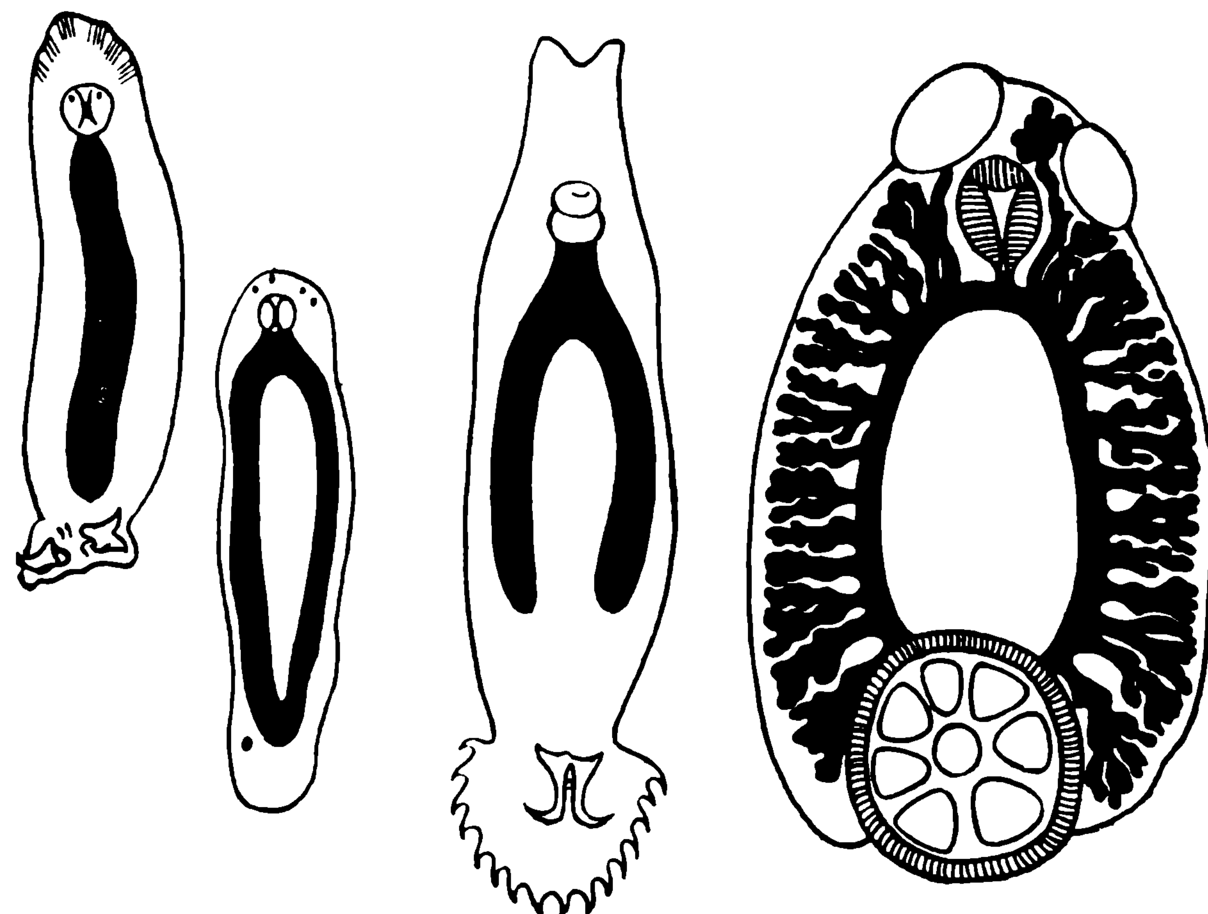


Рис. 236. Схема строения кишечника моногеней:
слева направо — мешковидный (Tetraonchus); кольцевой (Acolpenteron); двуветвистый (Gyrodactylus); разветвленный (Tristomum).

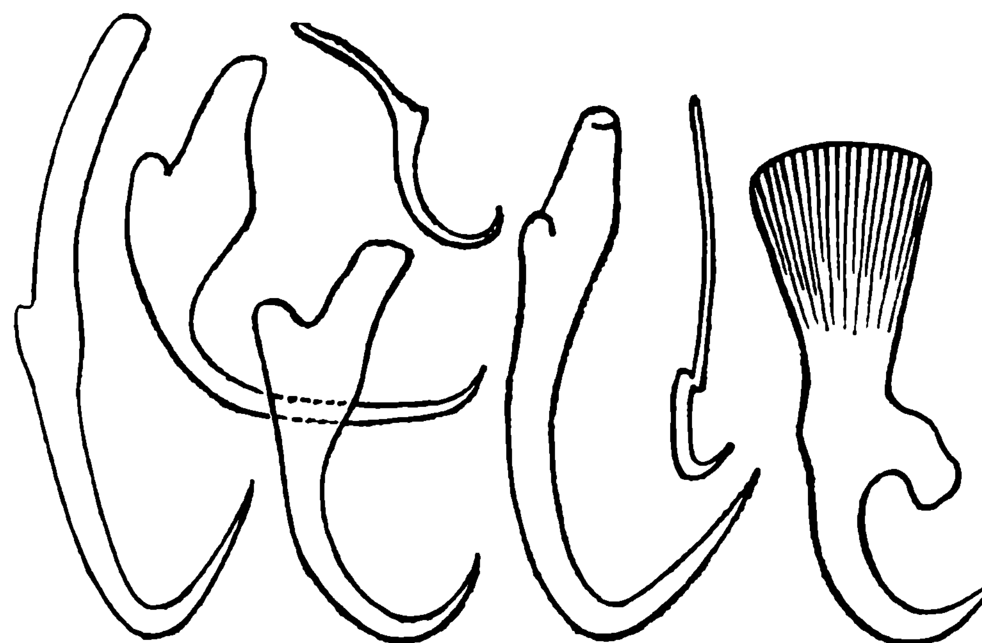


Рис. 237. Различные типы строения срединных краев прикрепительного диска Polyonchoinea.

Наиболее совершенные органы прикрепления моногеней — клапаны (рис. 238). Эти органы возникают на основе присосок, укрепленных кутикулярным каркасом. Они действуют наподобие капкана и зажимают между створками жаберные лепестки или участки мягких тканей хозяина. Обычно клапаны располагаются на прикрепительном диске в 2 ряда. У моногеней встречаются и совсем особые способы прикрепления. Так, иногда несущий клапаны диск образует выросты, приобретая форму руки, охватывающей жаберный лепесток (рис. 239). Тропическая моногенея Caballeraxine chainanica обвивает телом жаберный лепесток рыбы и как бы «завязывает» его узлом. Интересно, что клапаны на диске этого вида развиты слабо.

Моногенеи питаются исключительно на теле хозяина. Низшие моногенеи поглощают слизь и эпителиальные клетки, высшие почти целиком перешли к питанию кровью. Моногенеям свойственна узкая специфичность по отношению к хо-

зяину. Для большей части видов моногеней характерна приуроченность к одному или нескольким близким видам рыб.

Класс моногеней делится на два подкласса: *многокрючковые* (Polyonchoinea) и *малокрючковые* (Oligonchoinea). Первый подкласс объединяет примитивных моногеней. Сюда относятся семейства Dactylogyridae, Gyrodactylidae и др., на прикрепительном диске которых имеются мелкие краевые и крупные срединные крючья. Ко второму подклассу (это высшие моногенеи) относится ряд семейств, органы прикрепления этих животных представлены главным образом клапанами.

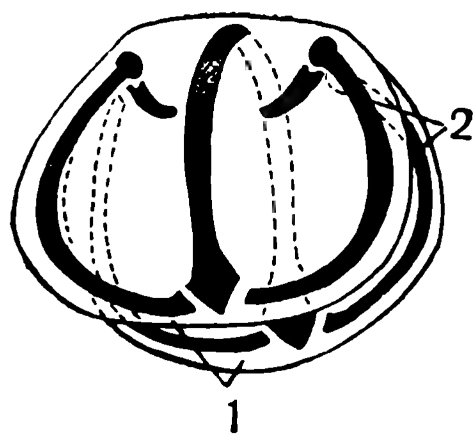


Рис. 238. Схема устройства клапана:
1 — створки, защемляющие ткани; *2* — хитиноидные опорные пластинки.

Разделение класса на две большие ветви произошло очень давно, возможно, еще в девоне, т. е. в палеозойскую эру.

Жизненный цикл. Жизненный цикл моногеней проходит, за редкими исключениями (с. 282), без чередования поколений и смены хозяев. Яйца, как правило, задерживаются в матке червей недолго, и развитие личинки происходит во внешней среде. В большинстве случаев яйца крупные и снабжены ножкой или длинными нитевидными выростами — ф и л а м е н т а м и (рис. 240). Сцепляясь филаментами, они могут образовывать большие скопления, которые медленно опускаются, планируя в толще воды. Они застревают в зарослях водорослей, оседают на теле рыб или могут быть проглочены ими. У отдельных видов развитие личинки завершается еще до того, как яйца выводятся из матки червей наружу. В таких случаях говорят об яйцеживорождении, потому что личинки выходят из яиц тотчас же после их попадания в воду. Есть и живородящие виды, у которых развитие зародышей происходит не внутри яйцевых скорлупок, а непосредственно в матке.

Сформированные личинки внешне несколько напоминают мирацидиев, но, в отличие от них, имеют ц е р к о м е р — вооруженный крошечными крючочками задний конец тела (рис. 241). У личинок хорошо развиты глаза, одноклеточные железы, протонефридии, зачаток глотки. Нервная система связана с сенсиллами, особенно многочисленными на переднем конце тела. Сформированные личинки передвигаются благодаря биению ресничек и сокращений кожно-мускульного мешка.

В заражении хозяина важную роль играет поведение личинок. Непосредственно после выхода из яйца личинка движется вперед по прямой, но через некоторое время начинает совершать «поисковые» движения — описывать круги и часто менять направление. Личинки обнаруживают положительные и отрицательные фото- и хемотаксисы. Видимо, важный фактор, воздействующий на вылупление личинок,— освещение. Одни виды выходят на свету, другие в темноте, и это можно рассматривать как приспособления к заражению хозяина. Личинки рода Entobdella выходят при смене света темнотой. По-видимому, и это имеет приспособительное значение. В естественных условиях стимулом к вылуплению может оказаться тень, отбрасываемая плывущей рыбой, в результате личинки вылупляются в момент, «удобный»

Рис. 239. Прикрепительный диск Heterobothrium affinis.
Клапаны расположены на пальцевидных выростах, охватывающих с двух сторон жаберный лепесток рыбы.

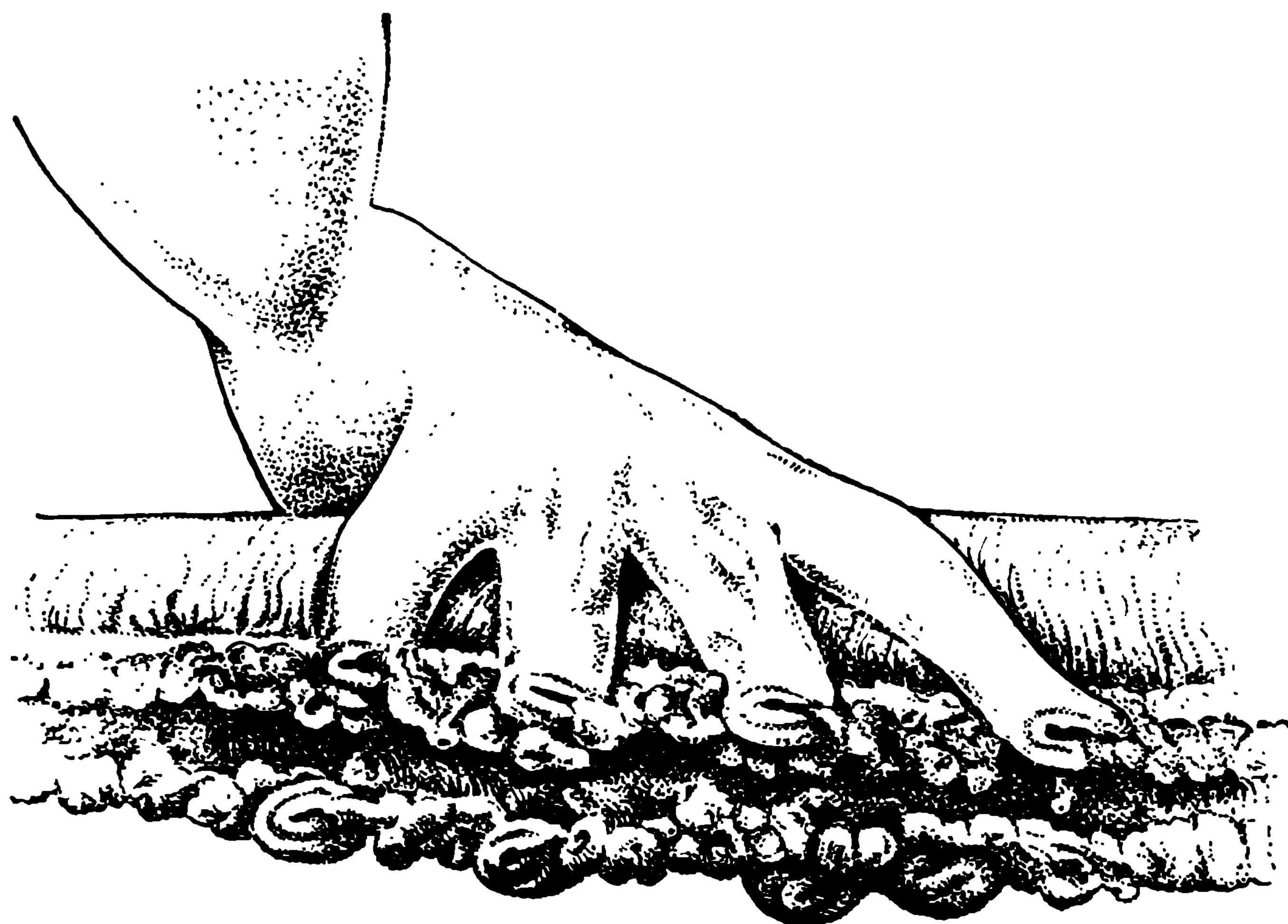
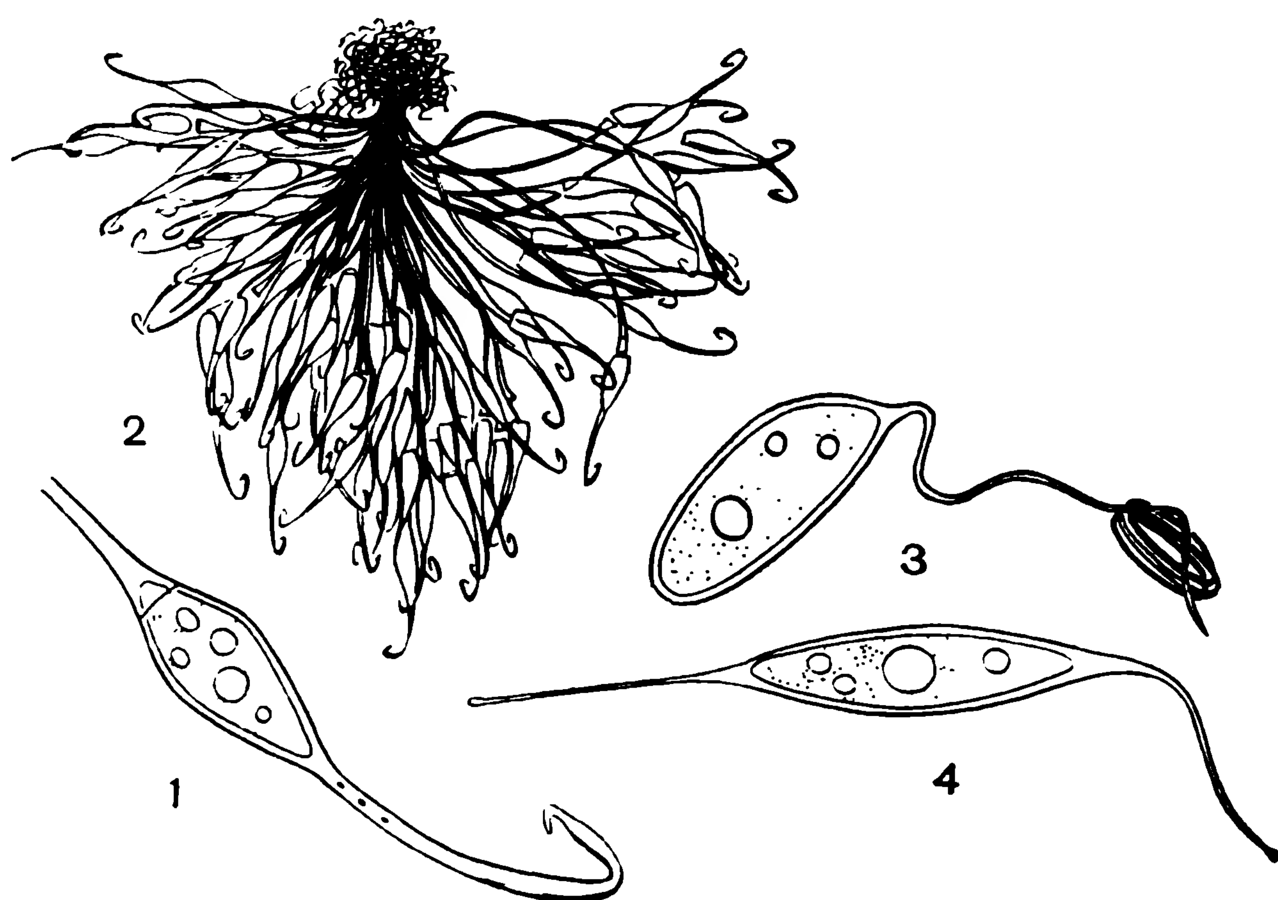


Рис. 240. Строение яиц моногеней:
1 — отдельное яйцо Microcotyle gotoi; *2* — кладка яиц этого вида; *3* — яйцо Diplozoon paradoxum, снабженное длинной нитью; *4* — яйцо Mazocraes alosae.



для заражения хозяина. Личинки паразита скатов Acanthocotyle lobiadi вылупляются из яиц под воздействием слизи хозяина, что в естественных условиях происходит в то время, когда скат ложится на дно. Если поблизости находятся яйца, на которые попадает его слизь, личинки начинают вылупляться и оседать на тело ската.

У некоторых живородящих моногеней личинки лишены ресничек. По мере созревания они активно выползают из матки червя и прикрепляются на поверхности тела того же хозяина, интенсивность заражения которого, таким образом, значительно увеличивается. Расселение паразитов происходит вследствие перехода с рыбы на рыбу взрослых моногеней.

Типы жизненных циклов. Наиболее простые жизненные циклы свойственны примитивным моногенеям — *дактилогирусам* (Dactylogyrus). Эти черви откладывают яйца на протяжении всего года. Развитие происходит во внешней среде. Вылупившиеся личинки оседают на жабрах рыб и претерпевают метаморфоз, в ходе которого утрачиваются ресничные клетки, формируется вооружение прикрепительного диска, тело растет и развиваются внутренние органы. Через 7—9 дней паразит начинает откладывать яйца. Если следить за зараженностью рыб дактилогирусами на протяжении года, можно убедиться в том, что степень заражения в разные сезоны неодинакова. Зимой на рыбах можно найти лишь единичных червей, весной начинается их бурное размножение и к началу лета интенсивность инвазии достигает максимума. К середине лета зараженность опять снижается, хотя и не так резко, как зимой, а к осени (особенно в южных районах) нередко наблюдается еще один (второй) пик размножения паразитов. Такая сезонная динамика заражения связана с воздействием нескольких факторов, прежде всего с температурой воды. Низкие зимние температуры препятствуют размножению червей. Весеннее повышение температуры, напротив, стимулирует их размножение, что и приводит к резкому возрастанию интенсивности инвазии. Казалось бы, летом, по мере дальнейшего повышения температуры, зараженность рыб должна увеличиваться, но этого не происходит. Дело в том, что температура воздействует не только на паразитов, но и на их хозяев. При высокой летней температуре воды улучшается общее состояние организма рыбы, повышается сопротивляемость заболеваниям. У рыб развивается временный иммунитет к заражению дактилогирусами, что тормозит размножение червей и становится причиной летнего спада заражения. К осени иммунитет рыб снова снижается, и если температура воды еще достаточно благоприятна для размножения паразитов, наблюдается очередной подъем их численности. Зимой же интенсивность инвазии очень низкая. Таким образом, температура воды воздействует на паразитов как непосредственно (стимулируя и затормаживая их размножение), так и опосредованно через организм рыбы, когда появление иммунитета к паразитам становится препятствием к их размножению.

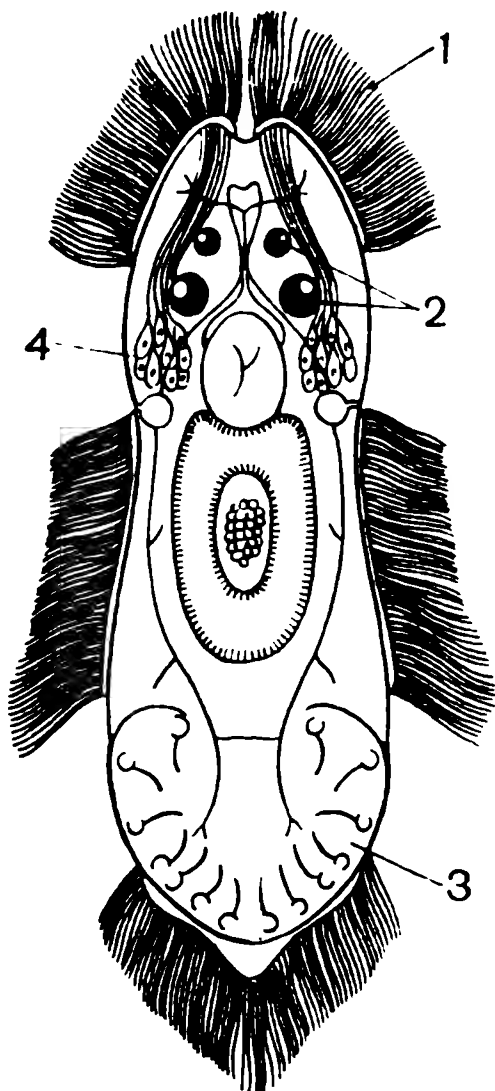


Рис. 241. Строение личинки моногеней:
1 — реснички; 2 — глаза; 3 — церкомер; 4 — одноклеточные железы.

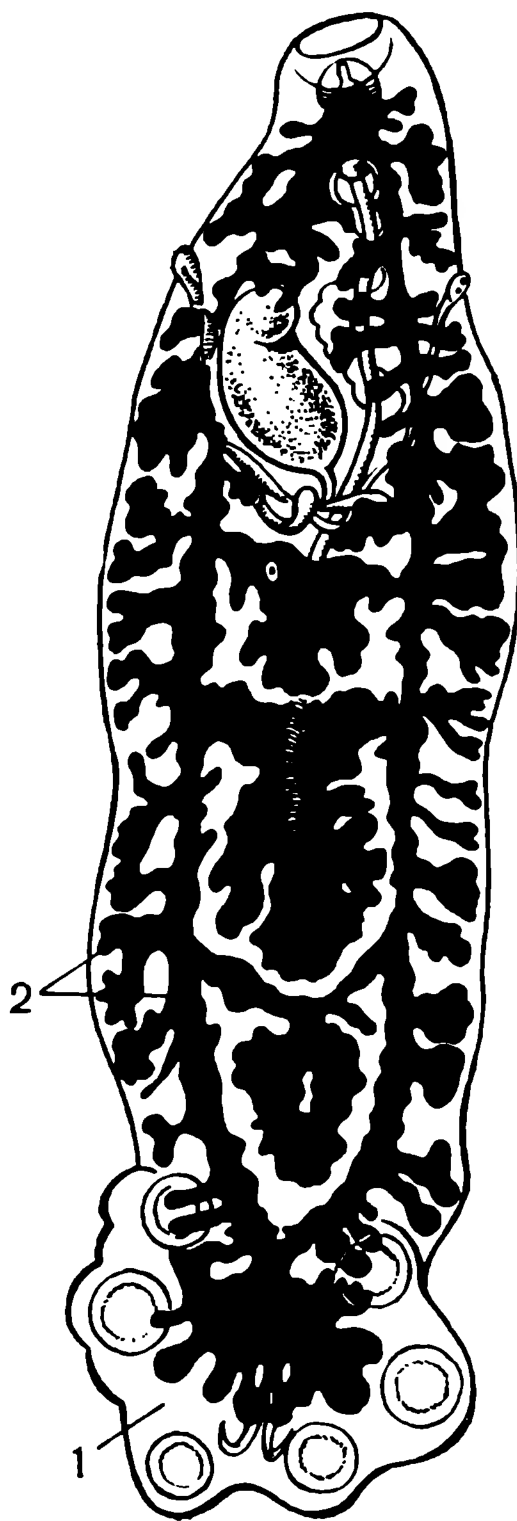


Рис. 242. Лягушачья многоустка Polystoma integerrimum:
1 — прикрепительный диск с присосками и крючьями; 2 — разветвленный кишечник.

Ход жизненного цикла моногеней часто находится в непосредственной зависимости от жизненного цикла их хозяев. У многих высших моногеней размножение приурочено к определенным периодам в жизни рыб, когда вследствие их скученности (например, во время нереста) переход паразитов с одной рыбы на другую и оседание вылупляющихся личинок облегчены. Такой жизненный цикл характерен, в частности, для паразита сельди Mazocraes alosae, который размножается лишь раз в году, во время нереста хозяина.

Зависимость жизненного цикла моногеней от жизненного цикла хозяина еще более выражена у паразитов лягушек — *лягушачьей многоустки* Polystoma integerrimum (рис. 242). В отличие от дактилогирусов, многоустка начинает откладывать яйца не через несколько дней, а через несколько лет после заражения хозяина. Лягушка заражается на стадии головастика. Ко времени завершения его метаморфоза, когда крошечный лягушонок выходит из водоема на сушу, паразит локализуется в его мочевом пузыре. Лягушка приступает к размножению только на третий год жизни, когда ранней весной отправляется в водоем для икрометания. Одновременно с хозяином откладывают яйца и многоустки. Их личинки по выходе из яиц прикрепляются к жабрам еще совсем маленьких головасти-

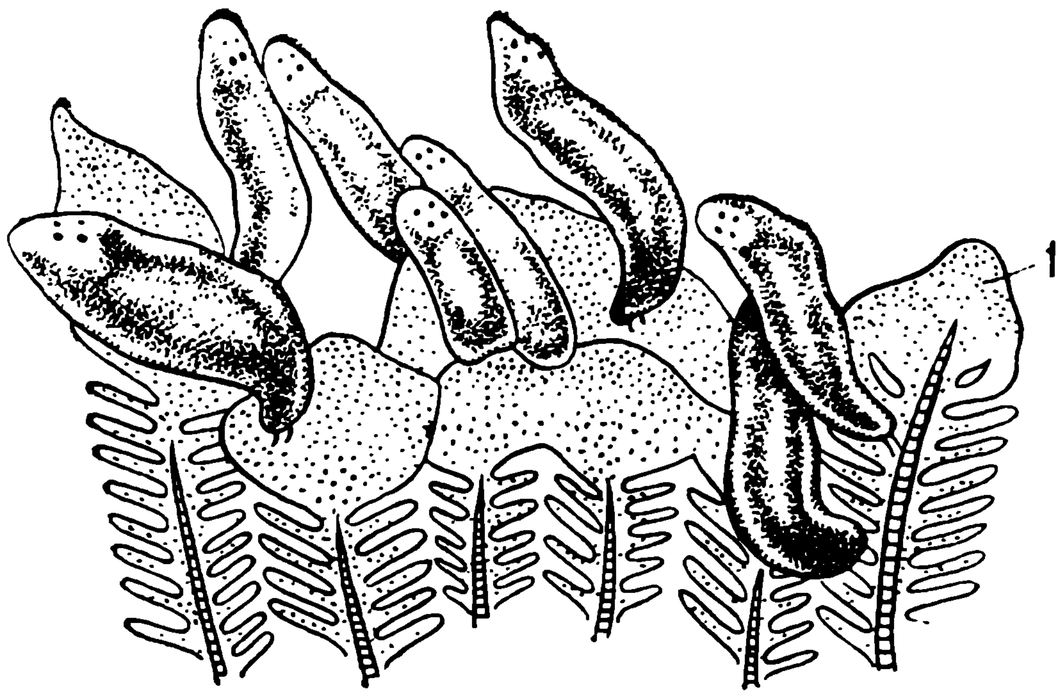


Рис. 243. Взрослые черви Dactylogyrus vastator на жабрах карпа:
1 — уродливое разрастание жаберных лепестков.

ков. Паразиты проделывают свой метаморфоз довольно быстро и откладывают яйца, из которых выходят личинки, успевающие заразить еще одно поколение головастиков. Это возможно потому, что икрометание лягушек растянуто во времени и головастики, развитие которых продолжается 2—3 месяца, держатся в водоемах до середины лета. Судьба второго поколения многоусток совершенно иная. Обычно личинки паразита попадают на жабры головастиков, уже находящихся на довольно поздней стадии развития, и потому не успевают достигнуть взрослого состояния. Жабры головастика атрофируются, и паразиты, вынужденные покинуть место своего поселения, переползают по брюшной стороне его тела к отверстию клоаки, через которое проникают в мочевой пузырь. Таким образом, многоустки, являющиеся у головастиков эктопаразитами, у лягушки становятся эндопаразитами. Растут они медленно, приобретая способность к размножению одновременно с хозяином. Ведь пока лягушка находится на суше, откладка паразитами яиц, которые могут развиваться только в воде, биологически бессмысленна.

Итак, жизненный цикл лягушачьей многоустки характеризуется рядом своеобразных черт. Он связан с нерегулярной сменой поколений, отличающихся своей локализацией на теле хозяина, продолжительностью жизненного цикла и строением. Первая, так называемая жаберная форма живет недолго и весь жизненный цикл осуществляет на жабрах головастика. Она отличается очень мелкими размерами и недоразвитием ряда органов (нет влагалищ, кишечник не разветвлен и др.). В сущности, эту форму, приступающую к размножению до завершения морфологического развития, можно назвать неотенической. Вторая форма сначала тоже живет на жабрах головастика, но заканчивает метаморфоз как эндопаразит, в мочевом пузыре лягушки. Черви растут очень долго, достигают в длину 10—15 мм и начинают размножаться на втором-третьем году жизни под воздействием половых гормонов хозяина, стимулирующих начало размножения. Продолжительность жизни этой формы составляет 4—5 лет. Размножение происходит только раз в году, весной. Описанная смена поколений не обязательна для многоустки, и жаберная форма может отсутствовать.

Совершенно особый тип жизненного цикла свойствен моногенеям из рода *гиродактилюса* (Gyrodactylus). Этим червям присуще живорождение. В матке взрослой особи развивается только одно яйцо. Оно лишено скорлупки и начинает развиваться после оплодотворения. Это яйцо дает начало не личинке, а взрослому организму, не отличающемуся от материнского ничем, кроме размеров. В матке еще не рожденной дочерней особи тоже закладывается одно яйцо, которое, развиваясь без оплодотворения (т. е. партеногенетически), превращается во внучатую особь. В матке последней, тоже без оплодотворения, развивается правнучатая, а в ней еще одна особь, относящаяся уже к пятому поколению. Наконец материнская особь отрождает дочернюю и в ее матке после этого закладывается новое яйцо. Своеобразный жизненный цикл Gyrodactylus представляет собой гетерогонию, т. е. чередование половых поколений — обоеполых (развивающихся с оплодотворением яйца) и партеногенетических.

Моногенеи, будучи эктопаразитами, не нуждаются в системе промежуточных хозяев, получившей большое развитие в эволюции трематод. Однако в отдельных случаях и у моногеней появляются промежуточные хозяева, способствующие расселению паразитов. Это свойственно тем моногенеям, которые паразитируют на хищных пелагических рыбах, обитающих в водах открытого океана. Личинки моногеней, встреча которых со специфичным хозяином затруднена, оседают на теле мелких планктоноядных рыбок. На хозяевах, которых можно назвать промежуточными, личинки проходят только первые стадии своего метаморфоза. В дальнейшем они погружаются в ткани хозяина и переходят в покоящуюся стадию. Когда такие зараженные рыбки становятся добычей хищных пелагических рыб, паразиты переходят на своего специфичного хозяина и на нем завершают развитие. Сведения о жизненном цикле этих моногеней еще очень немногочисленны и многое в ходе цикла остается неясным.

В заключение следует сказать о *спайнике парадоксальном* (Diplozoon paradoxum), паразитирующем на жабрах карповых рыб. Личинки этих моногеней, попадая на хозяина, могут развиваться и достигать взрослого состояния лишь в том случае, если на рыбе поселяется не одна, а две особи. Личинки сползаются и посредством маленьких присосок крест-накрест соединяются друг с другом. По мере роста и развития червей

ткани их в месте соединения срастаются и физиологически они становятся как бы одним животным (рис. 243). Отверстия выводных протоков половой системы сросшихся червей располагаются таким образом, что семя, выделяемое из семепровода одной особи, непосредственно поступает во влагалище другой. Таким необычным способом у спайника парадоксального всегда обеспечено перекрестное оплодотворение, а значит, и перекомбинация наследственных свойств, столь важная для процветания вида.

Практическое значение. Моногенеи, поселяясь на рыбах, нередко вызывают тяжелые повреждения жабр и других органов и представляют опасность для жизни хозяина, особенно для молоди. Известны многочисленные случаи массовых эпизоотий молоди карпов, вызванных паразитированием моногеней Dactylogyrus vastator. Это теплолюбивый вид, распространенный преимущественно в южных районах. Черви поселяются на жабрах, повреждая их сильными крючьями своего прикрепительного диска. В природных условиях D. vastator распространен широко, но обычно не причиняет хозяину особого вреда. Иначе обстоит дело в рыбоводных хозяйствах. В выростных прудах, относительно неглубоких, хорошо прогреваемых и густо заселенных выращиваемой молодью, паразиты размножаются особенно интенсивно. Этому способствует и характер жизненного цикла дактилогирусов, которые уже на седьмой день развития приступают к размножению. В результате на жабрах зараженных мальков насчитывается до 800 червей. Как реакция на заражение возникает уродливое разрастание тканей, жабры разрушаются настолько, что мальки погибают от удушья. В северных районах большой ущерб наносит другой, холодолюбивый вид — Dactylogyrus solidus. В плохо содержащихся хозяйствах, где мальки не получают достаточного питания и слабо растут, паразиты размножаются так бурно, что развивающая молодь рыб гибнет.

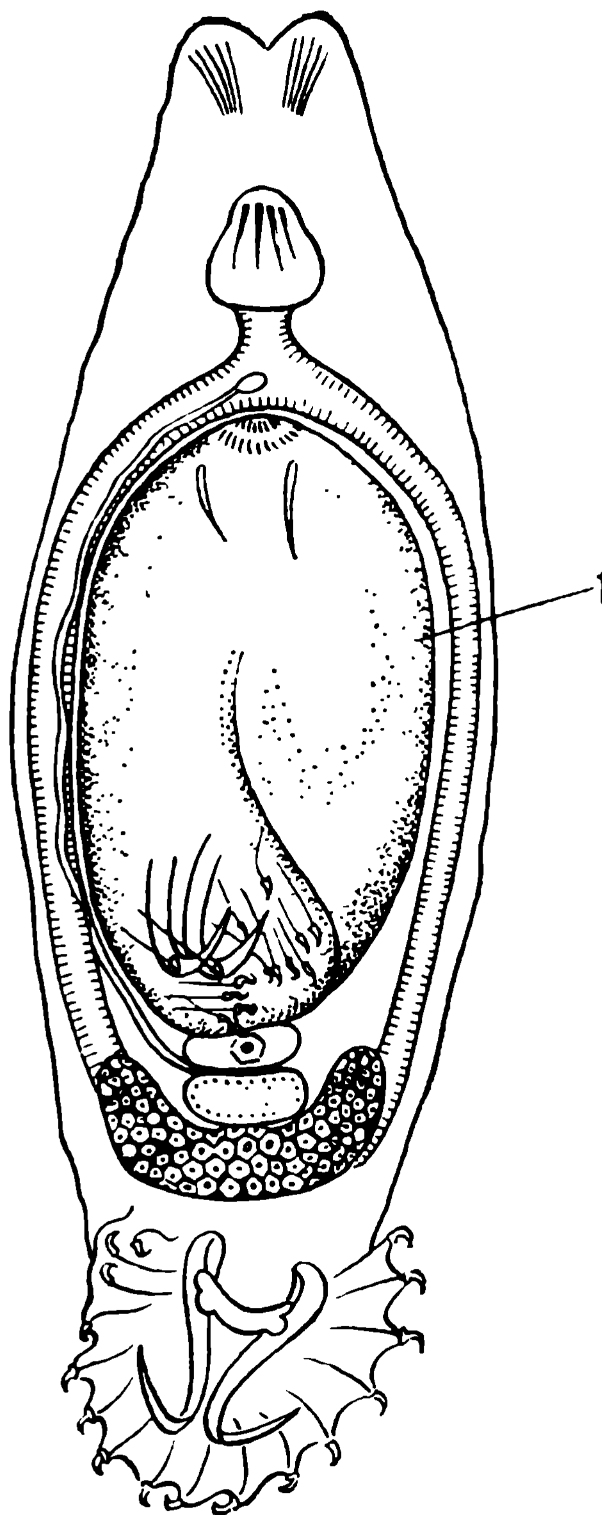


Рис. 244. Живородящая моногенея Gyrodactylus:
1 — зародыш, развивающийся в матке червя.

Представители рода Gyrodactylus поселяются в основном на коже, жабрах и плавниках рыб. Повреждая своими крючьями покровы, паразиты-моногенеи способствуют попаданию через образовавшиеся ранки бактерий или спор вредных плесневых грибков. Как и дактилогирусы, Gyrodactylus особенно опасны для мальков, интенсивность инвазии которых может достигать 1000 экземпляров на рыбу. При таком высоком заражении начинается обильное отделение слизи, которая вместе с отмершими эпителиальными клетками образует беловатый налет, покрывающий все тело малька. В результате резко снижается уровень кожного дыхания, что в конце концов приводит рыбок к гибели.

Для лечения вызываемых моногенеями заболеваний применяют солевые ванны (5%-ный раствор хлорида натрия в течение 5 мин), вследствие чего паразиты погибают. Для очистительных ванн используют и другие растворы. Очень важно, однако, не допускать массового заражения молоди. Для этого рекомендуется перед заселением прудов обеззараживать их негашеной известью. Особо важное значение имеет правильный уход за выращиваемой молодью, которая в условиях хорошего питания быстро растет и приобретает естественный иммунитет к заражению.

Эволюция моногеней. Проблемы происхождения моногеней и их эволюции подробно разработаны академиком Б. Е. Быховским (1908—1974). Моногенеи, как и трематоды, ведут начало от предковых форм, которые были близки к турбелляриям, но с появлением церкомера обособились от них. Предки моногеней стали паразитами древних палеозойских хрящевых рыб. Первичным местом поселения паразитов были, по-видимому, жабры и жаберные щели. Заражение происходило, скорее всего, пассивно, при затягивании личинок червей вместе с водой в ротовую полость, тесно связанную с жабрами. От моногеней, приспособившихся к паразитированию в ротовой полости рыб, впоследствии возникли паразиты пищевода, желудка и даже кишечника (Diplectanotrema, Enterogyrus и др.). Таким же путем, по мнению академика Б. Е. Быховского, от общих с моногенеями предков могли возникнуть такие специфичные паразиты кишечника, как ленточные черви.

Современные моногенеи — в основном эктопаразиты, но некоторые представители этого класса червей перешли и к эндопаразитизму. Помимо уже упомянутых видов, обитающих в пищеварительном тракте, известны и паразиты других внутренних органов. Это паразиты полости тела рыб, паразиты кровеносной и выделительной систем. Последние две группы явно ведут свое происхождение от жаберных паразитов. Переход от паразитирования на жабрах к кровепаразитизму можно представить себе на примере цикла развития моногеней рода Amphibdella. Личинки этих мо-

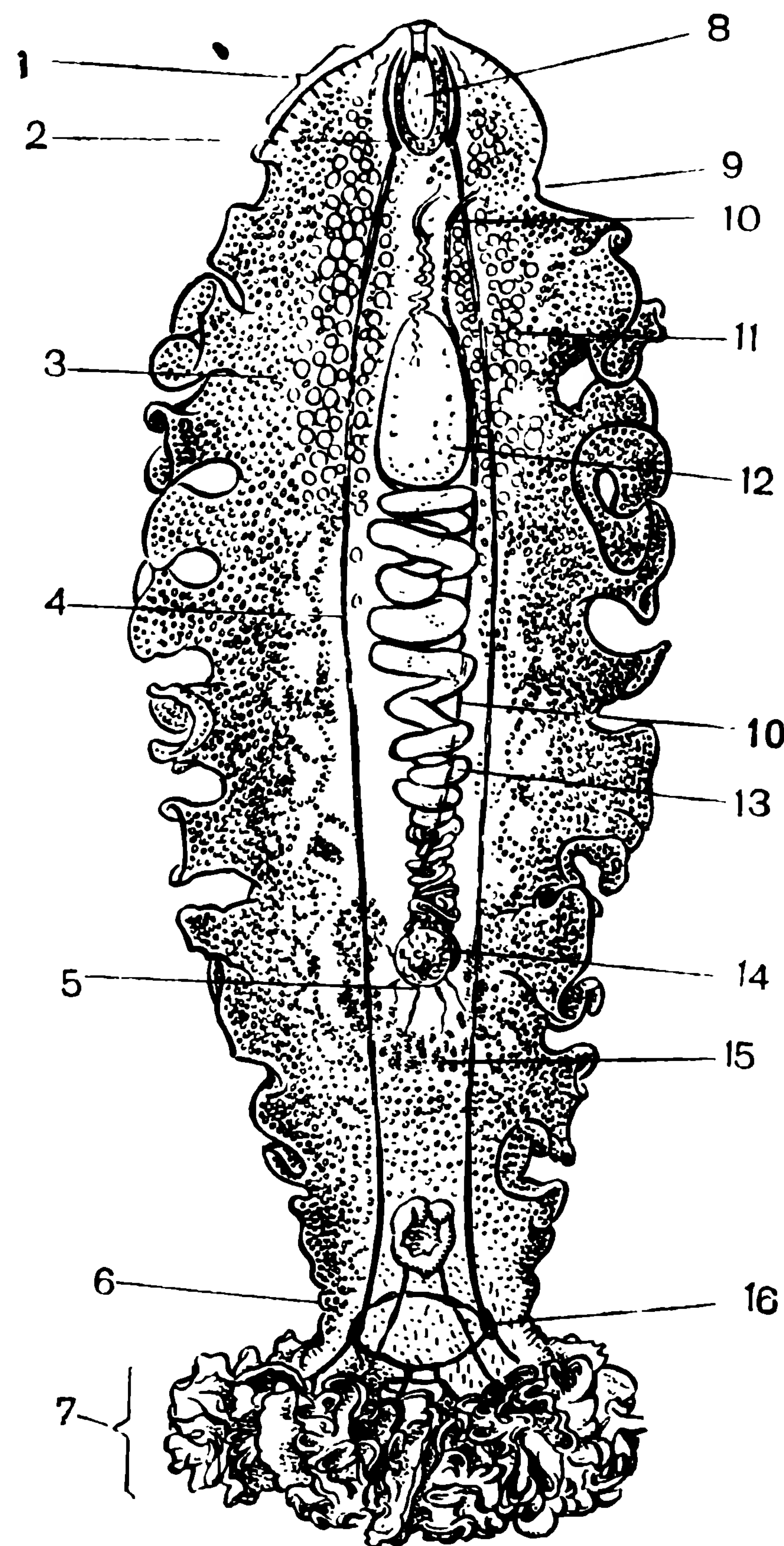
ногеней, паразитирующих на скатах, легко проникают в кровь через поврежденные жаберные сосуды хозяина. Они интенсивно растут и в период кровепаразитизма становятся самцами (**протерандрический гермафродитизм**). Позднее у них развивается и женская половая система. Моногенеи покидают кровяное русло и возвращаются на жабры хозяина. Смена локализации биологически оправданна. Кровеносная система замкнута, и выход оттуда яиц практически невозможен или требует возникновения специальных адаптаций. Переселяясь на жабры, Amphibdella получает возможность откладывать яйца непосредственно в воду.

Некоторые моногенеи, в прошлом, очевидно, жаберные паразиты, перешли к обитанию в почках, мочеточниках или мочевом пузыре хозяина. Примером возможности такого перехода может быть жизненный цикл лягушачьей многоустки. Нетрудно представить себе возможность подобных случаев и в эволюции моногеней. Причина странной, на первый взгляд, связи между паразитированием на жабрах и в органах выделения кроется в том, что жабры в какой-то мере выполняют и выделительную функцию. Характерно, что среди паразитов разных систематических групп (от простейших до червей) встречаются виды, приспособленные к паразитированию как на жабрах, так и в органах выделительной системы рыб.

Говоря об эволюции моногеней, можно наметить несколько направлений: усложнение и совершенствование устройства органов прикрепления, формирование строгой зависимости хода жизненного цикла паразита от жизненного цикла хозяина, появление тенденции к живорождению и, наконец, переход к эндопаразитизму. Однако два последних направления не являются главными в эволюции группы в целом.

КЛАСС ГИРОКОТИЛИДЫ (GYROCOTYLIDA)

Гирокотилиды — небольшая по числу видов группа плоских червей, паразитирующая в кишечнике только химеровых рыб. Характеризуются очень своеобразным строением (рис. 245). Длина червей 2—3 см, но не больше 6 см. Плоское тело червя прикрепляется к кишечнику при помощи двух присосок — на переднем и заднем конце тела. Задняя присоска имеет характерный вид розетки с краями в виде фестонов. Края тела тоже образуют фестоны. Жизненный цикл изучен недостаточно. Из яиц выходит покрытая ресничками свободноплавающая личинка, обладающая пятью парами маленьких крючочков (как у моногеней). Промежуточные хозяева отсутствуют. Личинка, по-видимому, непосредственно проникает в хозяина — химеровых рыб, где локализуется в кишечнике.



Гирокотилиды представляют интерес в том отношении, что по строению занимают как бы промежуточное положение между моногенеями и ленточными червями. Это подтверждает высказанную Б. Е. Быховским гипотезу о филогенетических связях моногенетических сосальщиков с цестодами.

Вопрос о патогенном влиянии гирокотилид на хозяев не исследован. Изучение экологии гирокотилид представляет большие трудности, так как их хозяева (химеровые рыбы), обитающие в акватории Тихого и Атлантического океанов, встречаются только на больших глубинах и промыслового значения не имеют.

Рис. 245. Строение гирокотилиды Gyrocotyle fimbriata:
1 — кутикулярные шишки на переднем конце тела; *2* — передний ганглий; *3* — выделительная пора; *4* — продольные боковые нервные стволы; *5* — скорлуповыя железы; *6* — нервное кольцо; *7* — прикрепительная розетка; *8* — хоботок; *9* — вагинальная пора; *10* — влагалище; *11* — фолликулы семенников; *12* — мешок матки; *13* — матка; *14* — семеприемник; *15* — яичник; *16* — ганглий прикрепительной розетки.

КЛАСС ЦЕСТОДЫ, ИЛИ ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTODA)

Цестоды (от греч. «пояс», «лента»), действительно, в типичных случаях напоминают ленту, отсюда другое название этих животных — *ленточные черви*.

В половозрелой стадии все ленточные черви паразитируют у позвоночных животных. Лишь представители рода *архигетес* (Archigetes), достигая половой зрелости, размножаются половым путем в полости тела малощетинковых червей.

Личинки ленточных червей паразитируют у различных беспозвоночных, главным образом у членистоногих, которые служат промежуточными хозяевами этих гельминтов. Позвоночные животные также могут быть промежуточными хозяевами некоторых цестод. У позвоночных животных и человека половозрелые цестоды поселяются обычно в просвете кишечника, прикрепляясь передним концом к его внутренней стенке. Известно лишь немного видов, приспособившихся к обитанию вне кишечника: под кутикулой мышечного желудка, в клоаке птиц, протоках печени и желудке других позвоночных. В этом отношении цестоды отличаются от класса трематод, которые локализуются почти во всех органах позвоночных животных.

Давние предки цестод, как и всех других классов плоских червей, принадлежали к свободноживущим организмам. Считают, что ими были животные, близкие современным турбелляриям. В процессе эволюции цестоды очень резко, пожалуй, более чем другие группы паразитических червей, уклонились от своих прародителей. Изменения касаются их внешнего облика, физиологии и особенностей развития.

Одна из самых интересных черт цестод как высокоспециализированной группы паразитических организмов — полная утрата ими обычных органов пищеварения: ротового отверстия, глотки, кишечника и др. Функции этих органов выполняет кожный покров. Как и большинство других паразитов, цестоды обладают чрезвычайно высокой плодовитостью, что обеспечивается сильным развитием у них половой системы и гермафродитизмом. Сложный жизненный цикл цестод характеризуется сменой хозяев и нередко способностью к размножению в личиночной стадии.

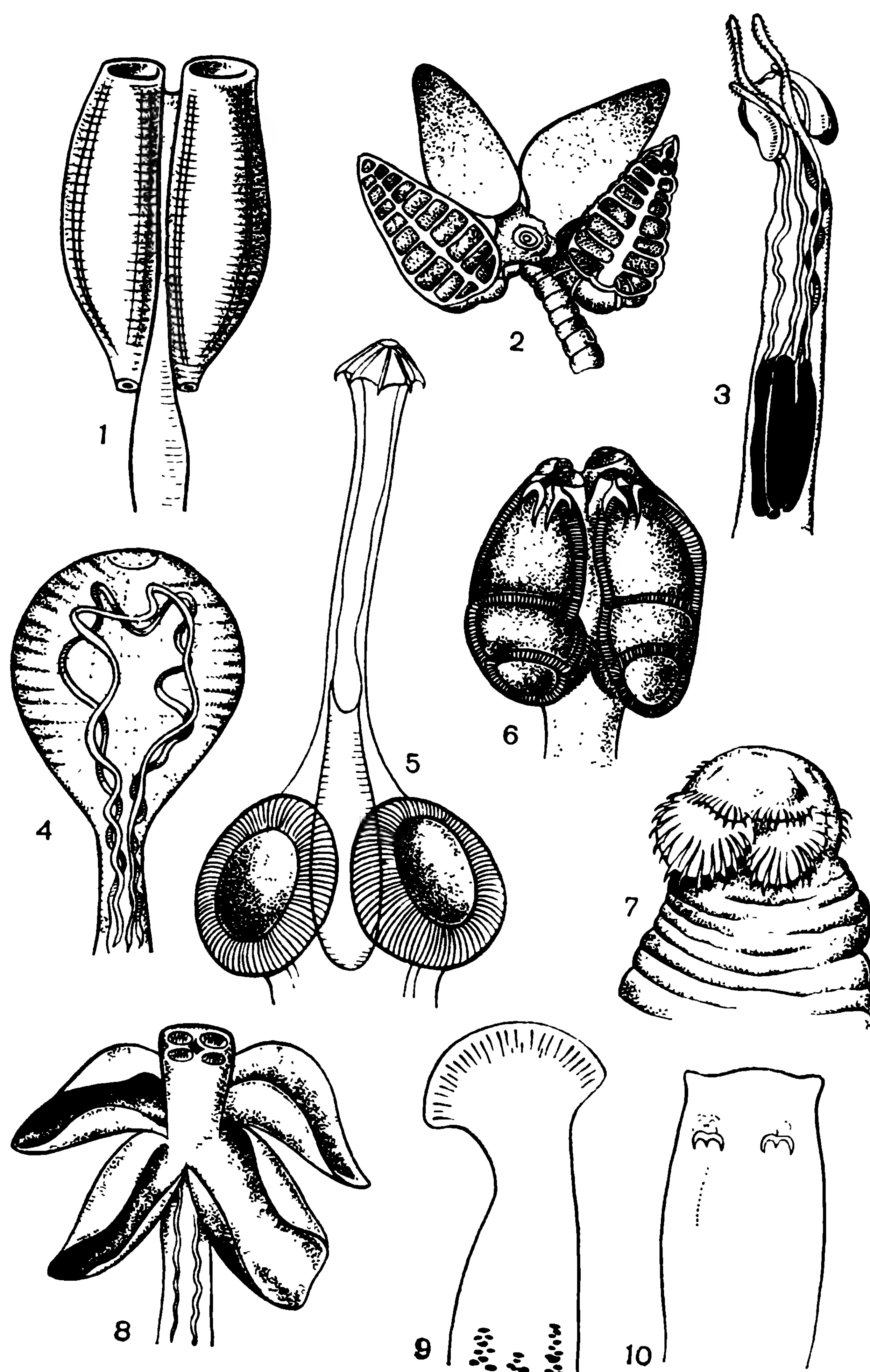
Цестоды наносят большой вред народному хозяйству. Поселяясь в организме человека или животного, ленточные черви во взрослой или личиночной стадии вызывают заболевание. Общее название этих заболеваний — ц е с т о д о з ы.

Многие цестодозы протекают очень тяжело, резко отражаются на состоянии организма и иногда могут кончаться смертью хозяина. Поэтому борьбе с цестодозами человека и животных, особенно домашних, уделяется большое внимание. Широко проводится эта борьба в нашей стране, где она носит характер плановых общегосударственных мероприятий.

Строение. Т е л о цестод включает три отдела: г о л о в к у, или с к о л е к с, ш е й к у и стро-

Рис. 246. Сколексы различных видов цестод:

1 — Bothridium pythonis (отряд Pseudophyllidea); *2* — Echinobothrium sp. (отряд Tetraphyllidea); *3* — Tetrarhynchus sp. (отряд Tetrarhynchidea); *4* — Aploparaxis penetrans (отряд Cyclophyllidea); *5* — Microsomacanthus (отряд Cyclophyllidea); *6* — Acanthobothrium floridanus (отряд Tetraphyllidea); *7* —Cotylorhipis furnarii (отряд Cyclophyllidea); *8* — Myzophyllobothrium rubrum (отряд Tetraphyllidea); *9* — Caryophyllaeus laticeps (отряд Caryophyllidea); *10* — Triaenophorus sp. (отряд Pseudophyllidea).



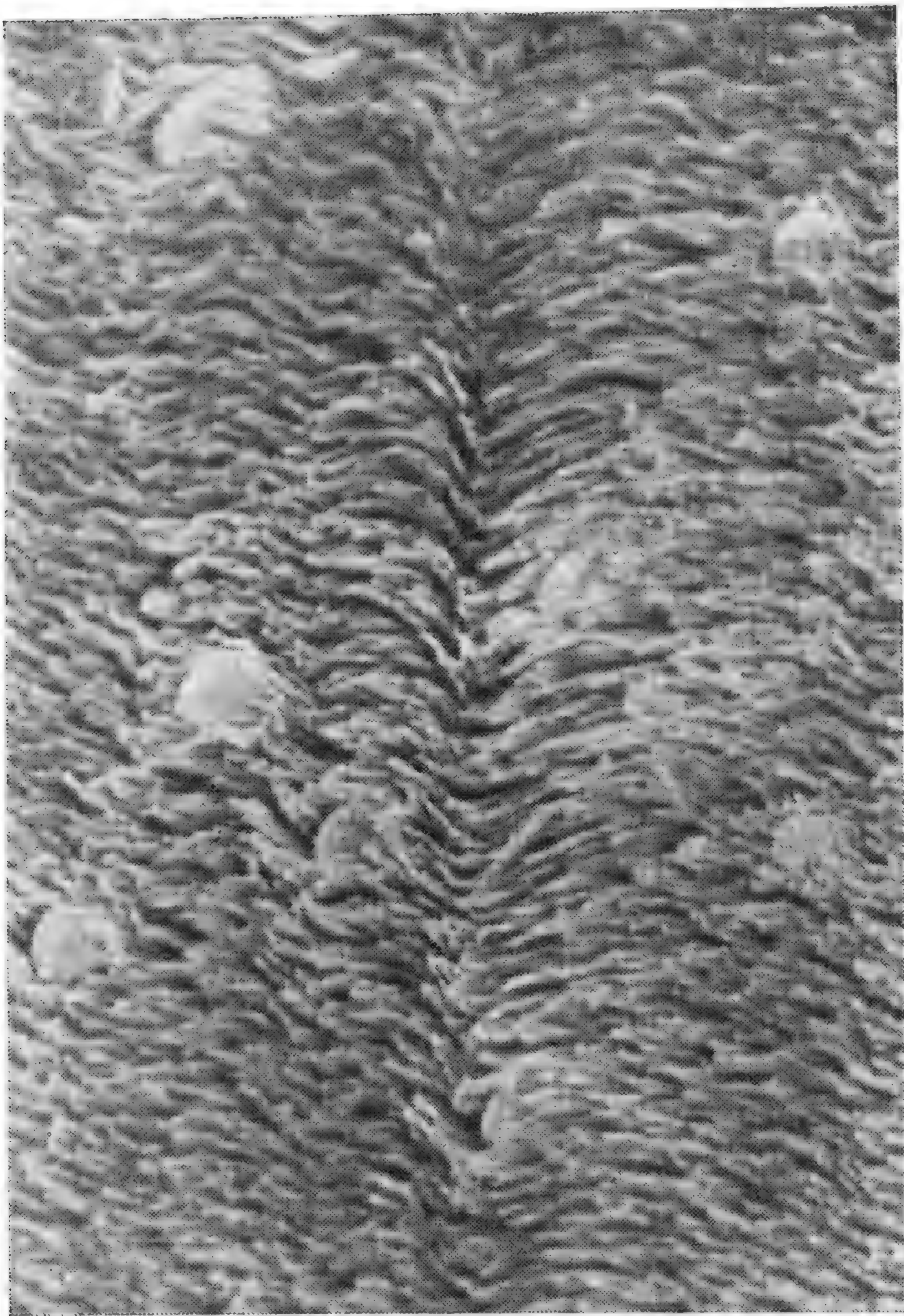


Рис. 247. Микротрихии и пальцевидные выросты наружного цитоплазматического слоя погруженного эпителия (сканирующий микроскоп).

б и л у, состоящую в типичных случаях из многих члеников, или п р о г л о т т и д. Головка несет на себе органы прикрепления (рис. 246). Это могут быть б о т р и и — продольные щели и ямки, б о т р и д и и — сложные и разнообразные по форме прикрепительные органы, включающие удлиненные присоски, часто подразделенные перегородками на своеобразные вдавления — а р е о л ы (они могут сидеть непосредственно на сколексе или на стебельках). Ботридии иногда усилены крючьями разной формы у разных видов цестод.

Присоски — чашевидные мышечные органы, обычно на сколексе их четыре, может быть пять или всего одна. Часто наряду с присосками на сколексе имеется хоботок, вооруженный одним или несколькими венчиками крючьев. У цестод отряда тетраринхидей сколекс помимо четырех ботрий несет четыре очень тонких и длинных хоботка, усаженных множеством крючков. Хоботки втягиваются в так называемые х о б о т к о в ы е в л а г а л и щ а. Присоски некоторых ленточных червей покрыты мельчайшими шипиками.

Строение головки, особенно органов прикрепления, отличается большим разнообразием, поэтому оно часто используется при определении систематического положения цестод. Головкой цестоды прикрепляются к внутренней стенке кишечника хозяина. Шейка — короткий тонкий, несегментированный участок тела, соединяющий головку с начинающейся позади нее стробилой.

Количество члеников, составляющих тело цестоды, колеблется в очень широких пределах. Есть цестоды, в стробиле которых насчитывается 2—5 члеников (Davainea proglottina, Mathevolepis petroschenkoi, Echinococcus granulosus и др.), но большинство ленточных червей имеют стробилу, состоящую из десятков, сотен и даже тысяч члеников. В соответствии с этим и общая длина их колеблется от миллиметра до нескольких метров. Есть гиганты, длина которых превышает 20 м (некоторые представители семейства Diphyllobothriidae).

Снаружи тело цестод покрыто своеобразной тканью, представляющей собой вариант погруженного эпителия, характерного для всех плоских червей (рис. 247). Однако у цестод погруженный эпителий получил дальнейшее развитие в сторону специализации к питанию гельминта через поверхность тела в условиях паразитирования в просвете кишечника хозяина. Наружная часть покрова цестод — безъядерный цитоплазматический слой несет бесчисленные волосовидные выросты — м и к р о т р и х и и (рис. 248). Отдельная микротрихия состоит из двух частей: базальной и апикальной, которые разделены многослойной пластинкой. У большинства цестод имеется два типа микротрихий: конусовидные и трубчатые. Базальная часть к о н у с о в и д н ы х м и к р о т р и х и й очень прочная, апикальная — наклонена, состоит из плотного вещества и продольно исчерчена, что объясняется наличием здесь м и к р о ф и б р и л л. Базальная часть трубчатых микротрихий цилиндрической формы, апикальная часть короткая с плотной верхушкой. Конусовидные микротрихии расположены в местах наибольшего соприкосновения с тканями кишечника хозяина.

У некоторых цестод они есть также на выступающих участках члеников. Особенности строения и расположения конусовидных микротрихий дают основание предположить, что они участвуют в прикреплении и передвижении цестоды. Трубчатые микротрихии расположены наиболее густо в средней части стробилы, там, где метаболические процессы совершаются наиболее активно. Есть они и на других частях тела цестоды. Наряду с микротрихиями у некоторых ленточных червей

поверхность несет значительно более крупные пальцевидные выросты.

Наружная часть эпителия отделена от внутренней базальной мембраной, которая пронизана отверстиями. Через отверстия проходят отростки, соединяющие наружную часть погруженного эпителия с внутренней, представленной крупными клетками, которые расположены под мембраной и содержат ядра, эндоплазматическую сеть, митохондрии и разные гранулы.

Трубчатые микротрихии выполняют трофическую функцию. Их строение и размещение по поверхности стробилы напоминает щеточную каемку кишечного эпителия позвоночных животных. Микротрихии многократно увеличивают рабочую поверхность пищеварительного органа цестод. Поверхность кожных покровов ленточных червей способна абсорбировать пищеварительные ферменты хозяина, которые участвуют затем в процессах мембранного пищеварения.

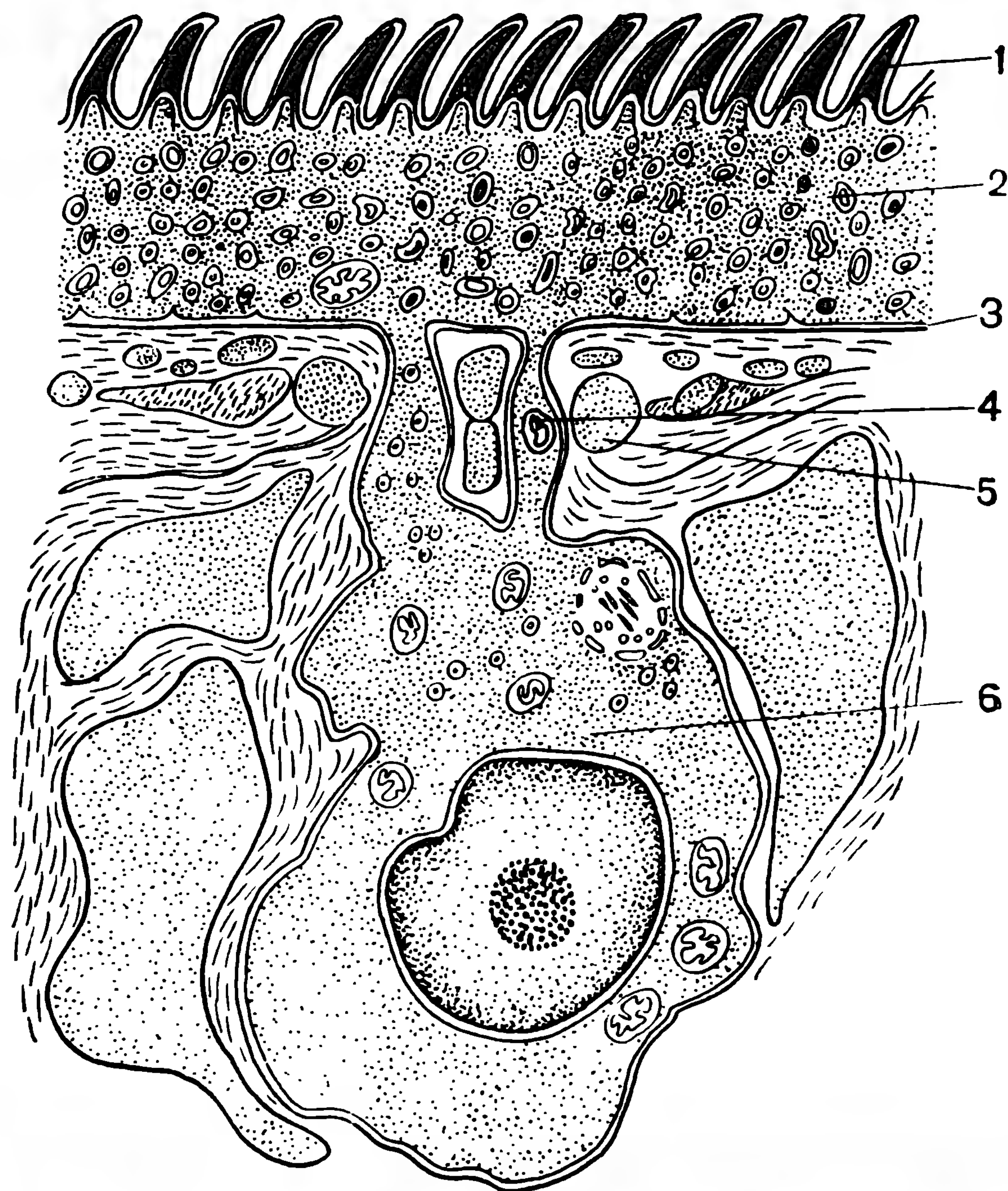
Как видно, существует определенное сходство и в пищеварительно-абсорбционных свойствах покровов цестод с таковыми эпителия позвоночных животных. Помимо того, что покровы являются органами пищеварения и абсорбции питательных веществ, они выполняют еще функции: защитную, опорную, секреторную, экскреторную и осморегуляции.

Под базальной мембраной погруженного эпителия располагаются кольцевой и продольный слои гладких мышечных волокон. Глубже от продольного расположен еще один слой кольцевых мышечных волокон, как бы ограничивающий распространение половых органов. У многих ленточных червей имеются спинно-брюшные мышечные пучки. Погруженный эпителий и мышечные слои составляют кожно-мышечный мешок.

Внутренняя часть тела ленточных червей заполнена паренхимой, в которой располагаются органы нервной, выделительной и половой систем. Паренхима состоит из клеток неправильной формы с отростками. Клетки, расположенные рядом, соединяются своими отростками. Функции паренхимы разнообразны.

Нервная система цестод представлена головным узлом, состоящим из двух долей, и отходящими от него вперед и назад продольными стволами. Число стволов, идущих к заднему концу тела, чаще всего равно пяти парам. Одна пара наиболее развитых стволов расположена кнаружи от каналов выделительной системы. Продольные стволы соединяются поперечными перемычками. Органы чувств в виде чувствительных волосков — сенсилл особенно густо расположены на сколексе.

Выделительная система ленточных червей протонефридиального типа (рис. 249).



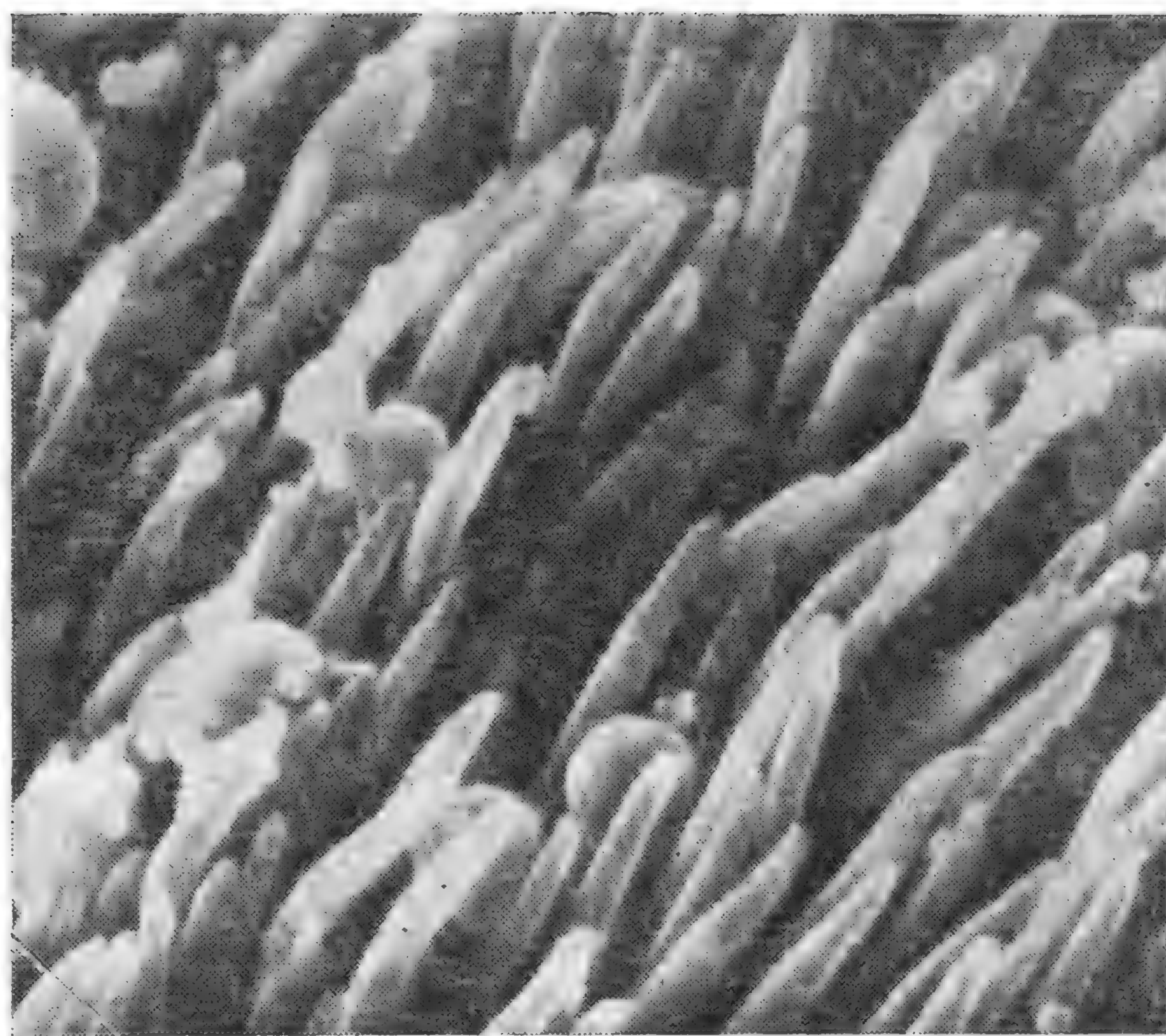


Рис. 248. Схема строения кожного покрова цестод.

Вверху: *1* — микротрихии; *2* — наружный цитоплазматический слой погруженного эпителия; *3* — базальная мембрана; *4* — отростки клеток погруженного эпителия; *5* — кольцевые и продольные мышечные волокна; *6* — погруженные клетки эпителия. *Внизу* — микротрихии на поверхности тела цестоды Eubothrium rugosum (сканирующий микроскоп, увеличение в 30 000 раз).

Она состоит из множества мерцательных клеток, размещенных по всей паренхиме паразита. Тонкие канальца, отходящие от этих клеток, впадают в четыре главных продольных канала. В сколексе брюшной и спинной каналы каждой стороны — правой и левой — соединяются. Кроме того, пра-

ПОДПИСИ ПОД ЦВЕТНЫМИ ТАБЛИЦАМИ 39—46

Таблица 39. Одиночные и колониальные мадрепоровые кораллы:

1 — контакт грибовидного одиночного коралла фунгии (Fungia) с акропорой. В месте контакта ткань кораллов отмирает;
2 — различные представители грибовидных одиночных кораллов Fungia (в центре);
3 — холодноводный мадрепоровый коралл ризопсаммия (Rhizopsammia minuta);
4 — представитель семейства Dendrophyllidae — тубастрея (Tubastrea) с выпущенными полипами;
5 — дендрофиллия (Dendrophyllia micranthus) — еще один представитель семейства Dendrophyllidae.

Таблица 40. Животные, населяющие коралловый риф (кораллобионты).

Моллюски:

1 — арабская ципрея (Cypraea arabica);
2 — пятнистая ципрея (Cypraea tigris);
3 — ципрея-монета (Cypraea moneta);
4 — ципрея-колечко (Cypraea annulus);
5 — ципрея «змеиная голова» (Cypraea caputserpentis);
6 — текстильный конус (Conus textile);
7 — пятнистый конус (Conus abraeus);
8 — нильский трохус (Tectus niloticus);
9 — мраморный турбо (Turbo marmoratus);
10 — элизия (Elysia);
11 — хромодорис (Chromodoris);
12 — тридакна (Tridacna).

Ракообразные:

13 — краб Atergatis;
14 — рак-отшельник Calcynus;
15 — рак-отшельник в раковине Conus betulinus.

Иглокожие:

16 — морской еж Echinometra matthaei;
17 — морской еж Heterocentrotus mammillatus.

Таблица 41. Обитатели коралловых рифов:

1 — двустворчатый моллюск тридакна (Tridacna scuamosa);
2 — брюхоногий моллюск «морское ухо» (Haliothis);
3 — сидячие полихеты Spirobranchus giganthea, живущие в трубках, замурованных в колониях кораллов;
4 — морские лилии;
5 — похожая на яркую подушку морская звезда кульцита (Culcita);
6 — хищная многолучевая морская звезда «терновый венец», или акантастер (Acanthaster planci),— грозный враг кораллов.

Таблица 42. Кораллы в хозяйстве человека:

1 — хижина из кораллового известняка, покрытая пальмовыми листьями;
2 — построенные из кораллового известняка дома и заборы на острове Мале (Мальдивские острова).

Таблица 43. Гребневики:

1 — бероe (Beroe cucumis);
2 — болинопсис (Bolinopsis infundibulum);
3 — Венерин пояс (Cestus veneris);
4 — плевробрахия (Pleurobrachia pileus).

Таблица 44. Гребневики северных морей:

1 — болинопсис воронковидный (Bolinopsis infundibulum);
2 — витрэлла изменчивая (Vitrella polymorpha);
3 — мертензия яйцевидная (Mertenzia ovum);
4 — бероe полярный (Beroe polaris);
5 — бероe-огурец (Beroe cucumis);
6 — бероe-огурец атакует болинопсиса.

Таблица 45. Ползающие гребневики отряда Platyctenida:

1 — ползущая планоктена Коллери (Planoctena caulleryi);
2 — плывущая планоктена агнии (Planoctena agnii);
3 — ползущая ктеноплана Дюбоска (Ctenoplana dubosqui);
4 — плывущая ктеноплана Перье (Ctenoplana perrieri);
5 — целоплана звездная (Coeloplana astericola) — симбионт морских звезд.

Таблица 46. Различные виды турбеллярий:

1 — Jungia aurantica;
2 — Haploplana ornata;
3 — Bipalium strubelli;
4 — Rhynchodemus rubrocinctus;
5 — Pseudoceros maximus;
6 — Bipalium simrothi.



1

2

3





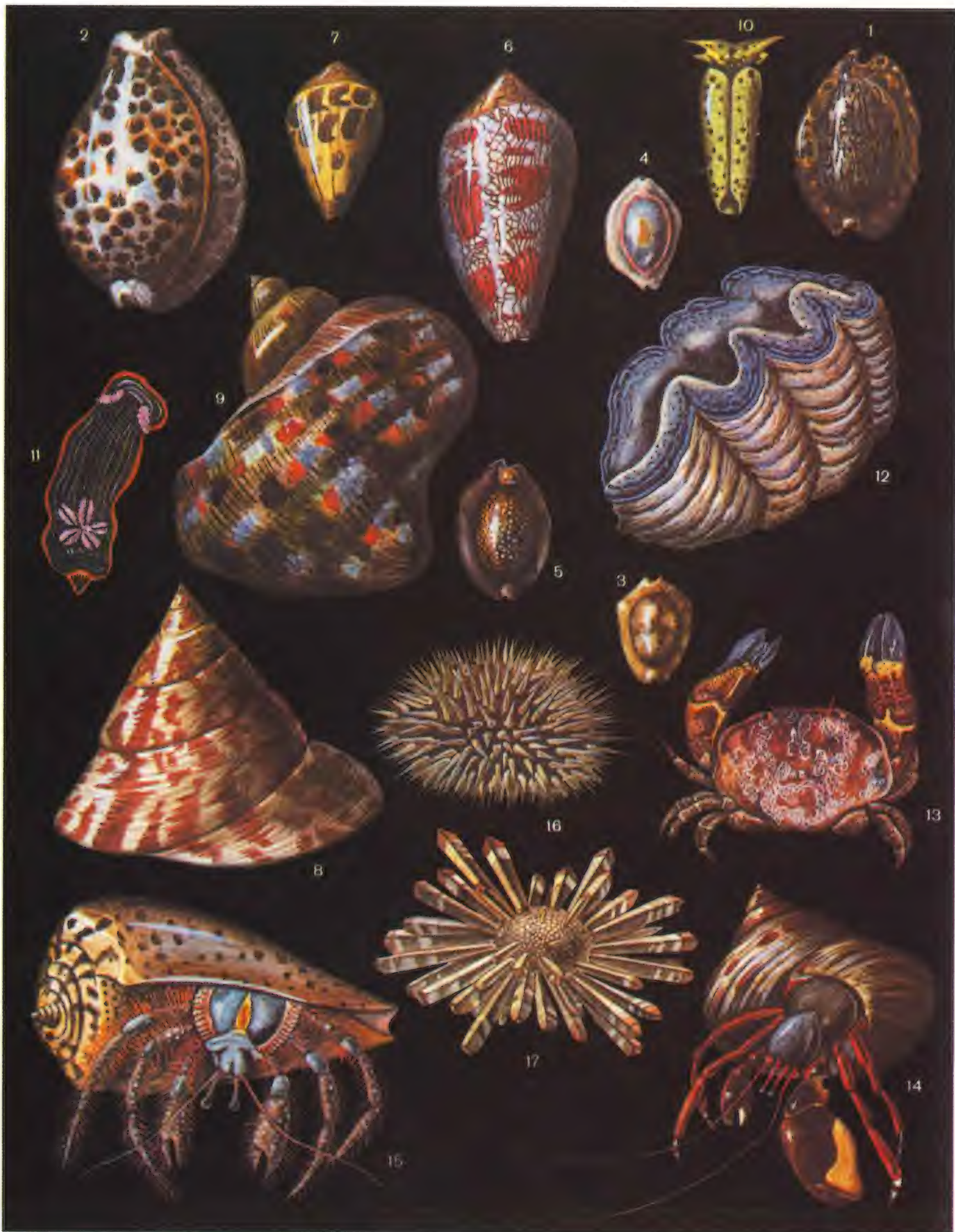
4

5





Таблица 40. Животные, населяющие коралловый риф

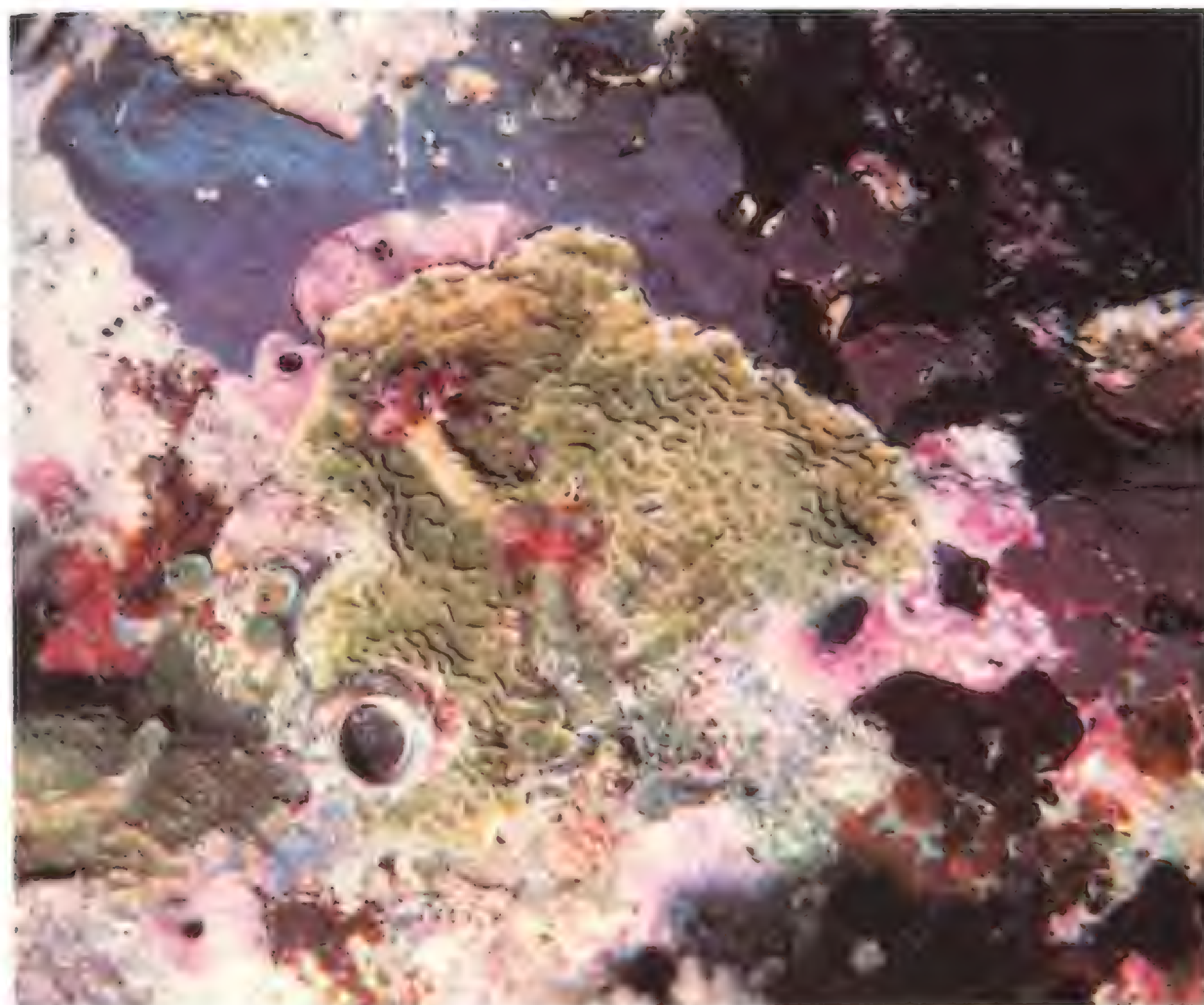






1

2





3

4





5

6

Таблица 42. Коралловые постройки



1

2




2
3
1
4

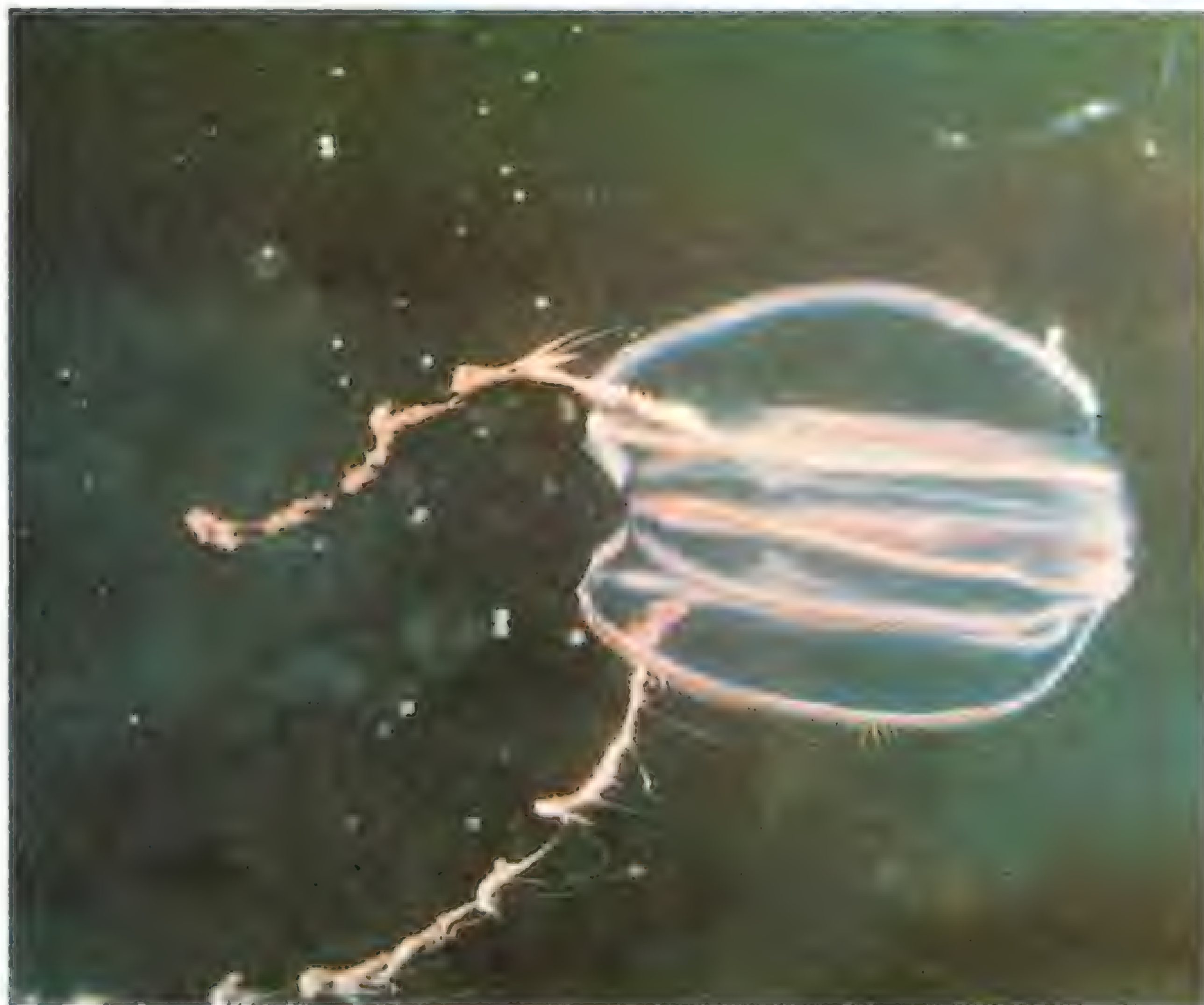
Т а б л и ц а 44. Гребневики северных морей





1

2

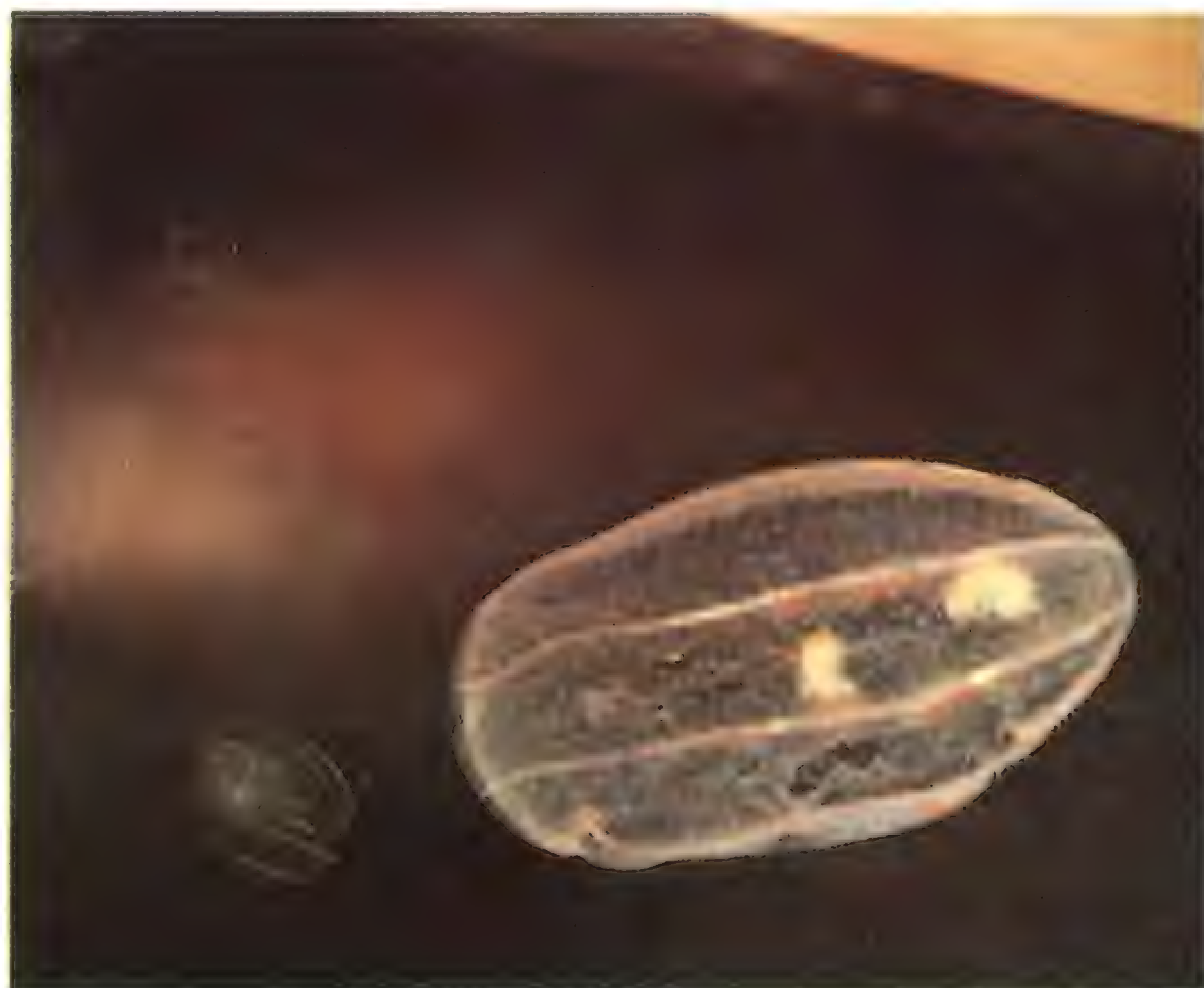




3

4





5

6


1
2
3
4
5

Таблица 46. Различные виды турбеллярий



вый и левый каналы на спинной и брюшной сторонах соединяются поперечными перемычками. Продольные каналы открываются на конце заднего членика. Мерцательные клетки поглощают из окружающей ткани продукты обмена веществ, выделяют их в тонкие канальца, через которые они попадают в главные продольные каналы, а затем наружу.

Половая система цестод, за небольшим исключением, гермафродитна. В отдельном членике стробилы, как правило, имеется по одному женскому и мужскому комплекту половых органов. Реже в одном членике бывает по два и более комплектов.

В развитии мужских и женских органов наблюдается определенная последовательность. Обычно вначале в члениках начинают развиваться органы мужской половой системы, затем, с некоторым запаздыванием,— женские. В последних члениках стробилы остается лишь матка, заполненная созревающими яйцами.

Мужской половой аппарат состоит из семенников, вырабатывающих сперматозоиды, и выводных протоков. Семенников может быть различное количество — от одного до нескольких сотен. От каждого семенника отходят семенные канальца, сливающиеся затем в один общий канал — семепровод. Семепровод оканчивается мужским половым отверстием, которое открывается обычно в половую клоаку рядом с женским половым отверстием. Конечная часть семепровода способна выворачиваться и выполняет роль совокупительного органа. Это циррус, снаружи часто покрытый шипиками или щетинками. Перед циррусом трубка семепровода образует одно или два расширения, в которых скапливаются сперматозоиды. Эти расширения носят название семенных пузырьков. Циррус и один из семенных пузырьков — внутренний семенной пузырек заключены в особую мышечную сумку, называемую бурсой цирруса. У большинства цестод наружный семенной пузырек, располагающийся вне бурсы цирруса, отсутствует, его заменяет сильно расширенный семепровод. Также часто не бывает внутреннего семенного пузырька.

Женский половой аппарат имеет более сложное строение. Основная его часть — яичник, расположенный обычно в задней половине членика. Яичник вырабатывает яйцеклетки. От яичника отходит яйцевод, связанный с трубкой влагалища, которое открывается в половой клоаке женским половым отверстием, расположенным рядом с мужским. В проксимальной части влагалище расширяется и образует семеприемник. Из яичника в яйцевод поступают яйцеклетки, из семеприемника — сперматозоиды. При слиянии этих половых клеток происходит оплодотворение. Оплодотворенные яйцеклетки продвигаются далее по яйцеводу в следующий отдел женского полового аппарата — оотип, представляющий собой небольшое расширение половой трубки. Сюда же впадает желточный проток и проток скорлуповой железы (тельце Мелиса). Скорлуповая железа вырабатывает продукт, который поступает в оотип и участвует в образовании скорлупы яиц. Таким образом, в оотипе завершается полное формирование яиц — они получают здесь питательные вещества (желточные клетки) и покрываются оболочками.

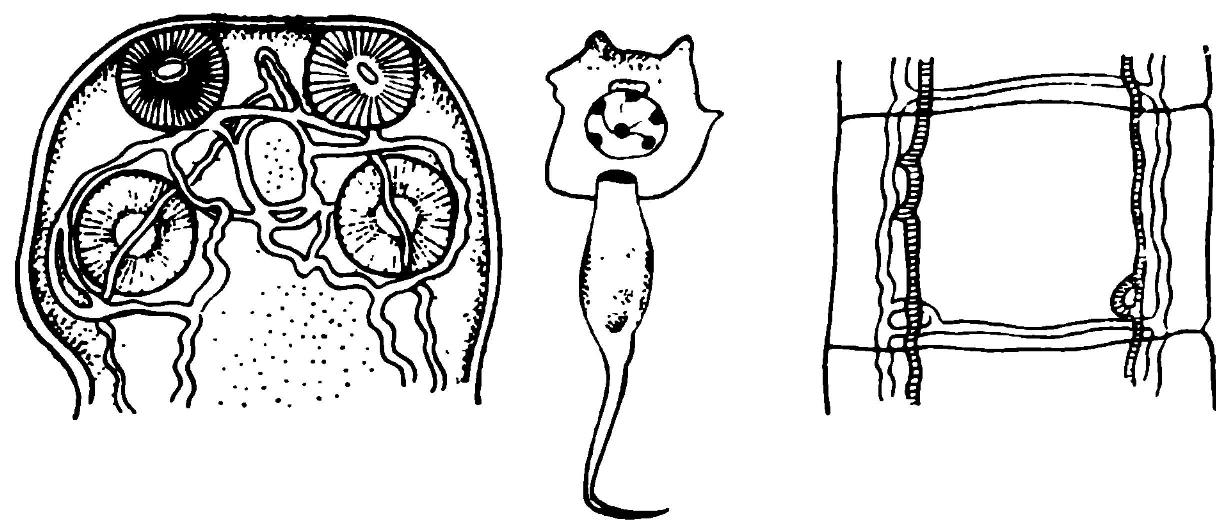


Рис. 249. Выделительная система цестод:
слева направо — экскреторные сосуды в сколексе Proteocephalus torulosus; мерцательная клетка Avitellina centripunctata; выделительные каналы членика Batrachotaenia cryptobranchii.

От оотипа берет начало матка. В нее поступают сформировавшиеся яйца. У низших цестод, например у лентецов, матка представляет собой канал, идущий от оотипа к наружному отверстию, расположенному обычно на брюшной поверхности членика. Это так называемая открытая матка. Ленточные черви, обладающие такой маткой, выделяют яйца по мере их формирования. У более высокоорганизованных цестод — *цепней* матка не имеет наружного отверстия, она представляет собой замкнутое мешковидное образование. Такая матка заполняет собой весь зрелый членик, который превращается в мешок, набитый яйцами. Выделение яиц происходит при разрыве стенок членика. Процесс этот совершается чаще всего во внешней среде, куда зрелые, отделившиеся от стробилы членики выходят с испражнениями хозяина.

Развитие. Все цестоды развиваются со сменой хозяев, причем у одних групп в биологическом цикле происходит смена двух хозяев (промежуточный и окончательный), у других — трех (первый промежуточный, второй промежуточный и окончательный). У некоторых форм в жизненном цикле могут принимать участие резервуарные хозяева, однако это явление среди цестод встречается сравнительно редко.

Классификация. Высшие систематические группы цестод — отряды и подотряды убедительно обоснованы и признаются большинством специалистов, однако установление родства между ними и определение их ранга (отнести ли данную группу как подотряд к определенному отряду, или

считать ее самостоятельным отрядом) служит предметом дискуссий.

Рассмотрим наиболее обычных и интересных представителей некоторых отрядов цестод.

ОТРЯД ГВОЗДИЧНИКИ (CARYOPHYLLAEIDEA)

Гвоздичники — немногочисленная группа, представители которой не обладают членистостью, у них лишь один комплект половых органов, примитивный сколекс. Развиваются с одним промежуточным хозяином — малощетинковым червем. Паразитируют преимущественно у пресноводных рыб.

Гвоздичник широкоголовый (Caryophyllaeus laticeps) — наиболее распространенный представитель отряда, часто встречается у карповых рыб, прежде всего леща. Длина тела 10—40 мм. Головной конец слегка веерообразно расширен, плоский и складчатый (рис. 250). В передней половине тела расположены многочисленные семенники и фолликулы желточников. Матка с большим количеством яиц находится в последней трети тела, яичник и половое отверстие — близ заднего конца. Промежуточным хозяином служит пресноводный малощетинковый червь *трубочник*, или *тубифекс*.

В теле трубочника, проглотившего яйцо гвоздичника, развивается личинка — процеркоид. В кишечнике рыбы, когда она поедает зараженных личинками малощетинковых червей, развивается взрослый гвоздичник. В кишечнике одной рыбы может быть несколько десятков этих гельминтов. Особенно опасны гвоздичники для молоди рыб.

ОТРЯД ПСЕВДОФИЛЛИДЕИ (PSEUDOPHYLLIDEA)

Среди *псевдофиллидей* есть самые длинные гельминты. Например, Polygonoporus giganticus из кишечника кашалота достигает длины около 30 м. Окончательными хозяевами псевдофиллидей могут быть представители разных классов позвоночных. Развивается этот гельминт обычно с первым (ракообразным) и вторым (рыбы) промежуточными хозяевами.

Тело псевдофиллидей состоит из члеников, но есть группы этих цестод с нерасчлененным телом, хотя и с множеством комплектов половых органов (семейства Cyathocephalidae, Ligulidae, Triaenophoridae). Головка обычно обладает парой ботрий — спинной и брюшной. У представителей семейства циатокотилид на головке располагаются 1—2 присасывательные ямки. Матка псевдофиллидей, как и у гвоздичников, открытая,

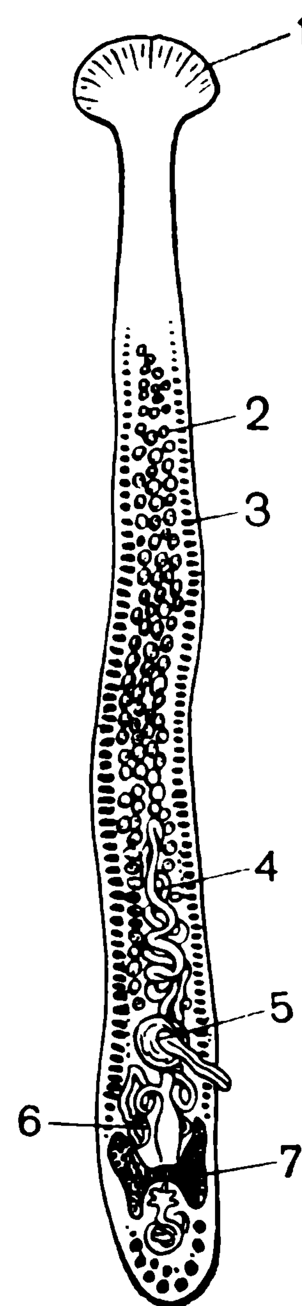


Рис. 250. Общий вид и расположение половых органов гвоздичника Caryophyllaeus laticeps:

1 — сколекс; *2* — семенник; *3* — желточники; *4* — семепровод; *5* — копулятивный орган; *6* — матка; *7* — яичник.

трубчатая. На брюшной стороне члеников, помимо отверстия матки, есть еще отверстие вагины и мужское половое отверстие. Семенники и желточные фолликулы многочисленны.

Семейство *ремнецы* (Ligulidae) — крупные гельминты с ремневидным, сильно мускулистым телом. Во взрослой стадии обитает в кишечнике рыбоядных птиц. Развитие происходит при участии первого (ракообразные) и второго (рыбы) промежуточных хозяев (рис. 251). Зараженные личинками — плероцеркоидами ремнецов рыбы медленнее растут, упитанность их ниже, чем у здоровых рыб того же возраста, бóльшая часть их погибает. *Лигула*, или *ремнец обыкновенный* (Ligula intestinalis), — один из наиболее широко распространенных представителей этого семейства. Окончательный его хозяин — преимущественно чайки, но он встречается и у других рыбоядных птиц.

Носители взрослых лигул — чайки и другие птицы рассеивают над водоемами огромное число яиц паразита. В воде из яйца выходит личинка — корацидий. Он покрыт ресничками, с помощью которых активно передвигается. Корацидия заглатывает веслоногий рачок — первый промежуточный хозяин лигулы. В теле рачка корацидий превращается в процеркоида — личинку удлиненной формы, лишенную ресничек. Вместе с рачком процеркоид проглатывается рыбой — вторым промежуточным хозяином. Роль последнего для ремнеца обыкновенного выполняют различные виды карповых рыб. Из кишечника рыбы процеркоид проникает в полость тела и развивается здесь в личинку следующей стадии — плероцеркоид, достигающий размеров взрослого паразита. В плероцеркоиде формируются почти все органы, в частности высокой степени зрелости достигает половая система. Недаром для развития плероцеркоида в организме рыбы необходим сравнительно долгий срок — до 14 месяцев.

По мере роста плероцеркоида брюшко рыбы вздувается (рис. 252). Давление этих личинок на внутренние органы вызывает большую или меньшую их атрофию. Больная рыба теряет способность управлять своим телом, держится у поверхности воды и становится легкой добычей рыбоядных птиц. Иногда брюшко рыбы под влиянием растущих плероцеркоидов разрывается, личинки выпадают в воду, а рыба погибает.

В кишечнике птицы, проглотившей зараженную плероцеркоидом рыбу, развитие паразита до половозрелой стадии происходит очень быстро — в те-

чение 35—60 ч. Лигула начинает интенсивно выделять яйца и через 2—4 дня погибает (рис. 252). Лигулез — заболевание, вызываемое лигулами, причиняет большой ущерб рыбному хозяйству.

Семейство *лентецов* (Diphyllobothriidae) включает паразитов длиной от нескольких сантиметров до многих метров. Сколекс имеет две щелевидные ботрии. Членистость стробилы хорошо выражена, в каждом членике содержится один или более комплектов половых органов. Во взрослом состоянии паразитируют у многих морских млекопитающих, у наземных хищных млекопитающих и у рыбоядных птиц. Несколько видов могут поражать человека. Первый промежуточный хозяин — ракообразные, второй — рыбы, реже некоторые другие позвоночные. *Лентец широкий* (Diphyllobothrium latum) паразитирует у многих хищных млекопитающих и у человека (рис. 253). Распространен в северной части Евразии и в Северной Америке. Половозрелый паразит может достигать 15 м длины и 15 мм ширины. Из гельминтов, паразитирующих у человека, это самый крупный вид. Тело лентеца содержит несколько тысяч члеников, ширина которых в задней половине стробилы больше длины. В каждом членике один комплект половых желез. Матка розетковидной формы, она видна в виде темного пятна в середине членика. По этому признаку лентеца легко отличить от других крупных цестод, паразитирующих у человека,— бычьего и свиного цепней, у которых матка имеет вид продольного стержня с боковыми ветвистыми отростками. Яйца, откладываемые лентецом через отверстие матки, овальной формы, на одном конце их — крышечка. Во внешнюю среду яйца попадают вместе с испражнениями хозяина.

Развитие широкого лентеца протекает следующим образом (рис. 254). В яйце, попавшем в водоем, формируется личинка — корацидий, который через открывающуюся крышечку покидает оболочку яйца. С помощью ресничек, покрывающих его тело, корацидий плавает в воде. Его может проглотить рачок-циклоп — первый промежуточный хозяин. Из кишечника циклопа корацидий проникает в его полость тела и развивается здесь в следующую личиночную стадию — процеркоид. Зараженные циклопы поедаются рыбами — вторыми промежуточными хозяевами лентеца. Чаще других эту роль выполняют щука, ерш, окунь, налим, лосось, форель, хариус, сиг. Процеркоиды из желудка рыбы проникают в полость ее тела (в мышцы или другие ткани) и превращаются в плероцеркоидов. Личинка этой стадии имеет вытянутую форму длиной 0,5—1 см, молочно-белого цвета, на переднем конце уже имеются ботрии. Извлеченная из рыбы живая личинка постоянно то укорачивается, то удлиняется.

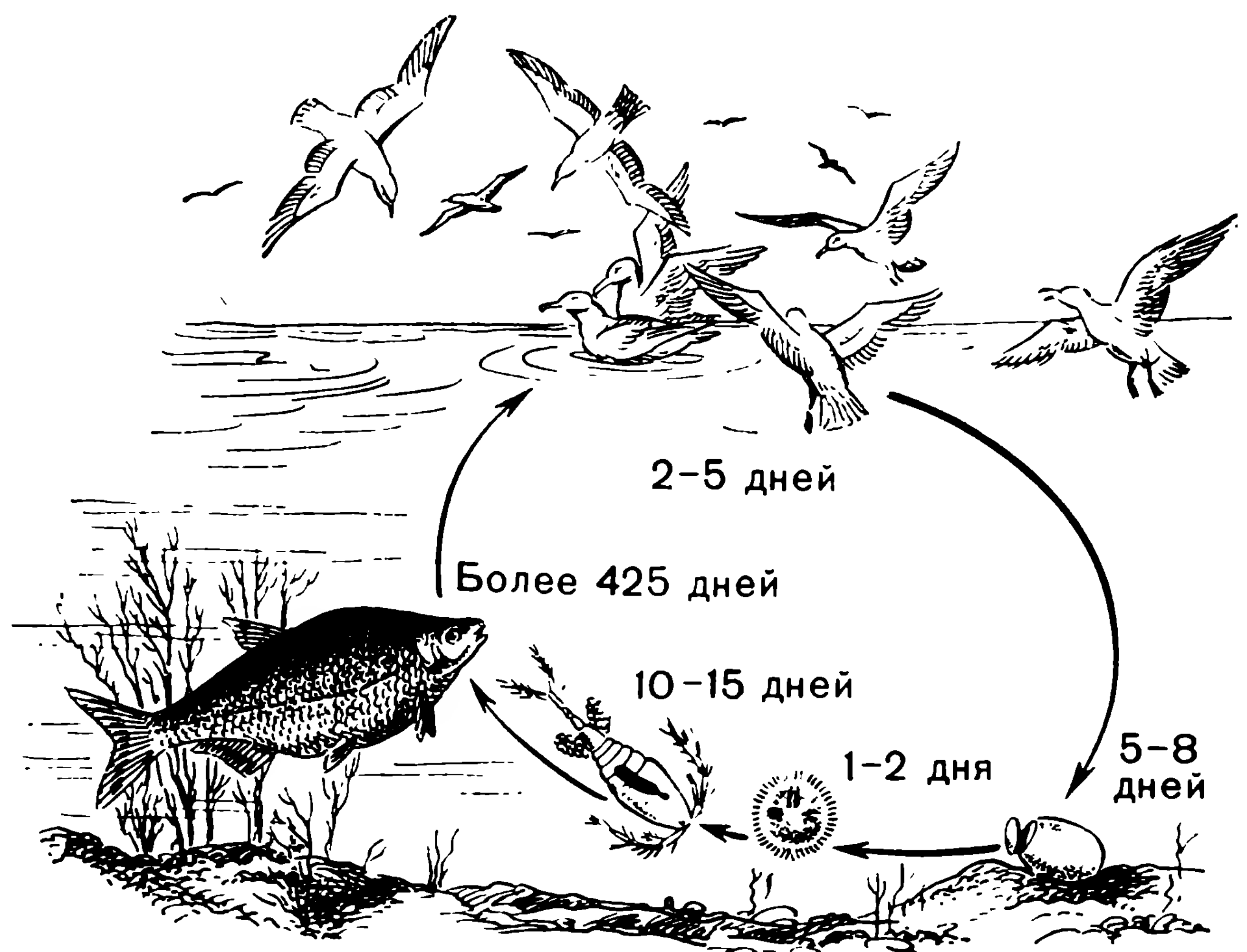


Рис. 251. Жизненный цикл и сроки развития ремнецов Ligula intestinalis и Digramma interrupta.

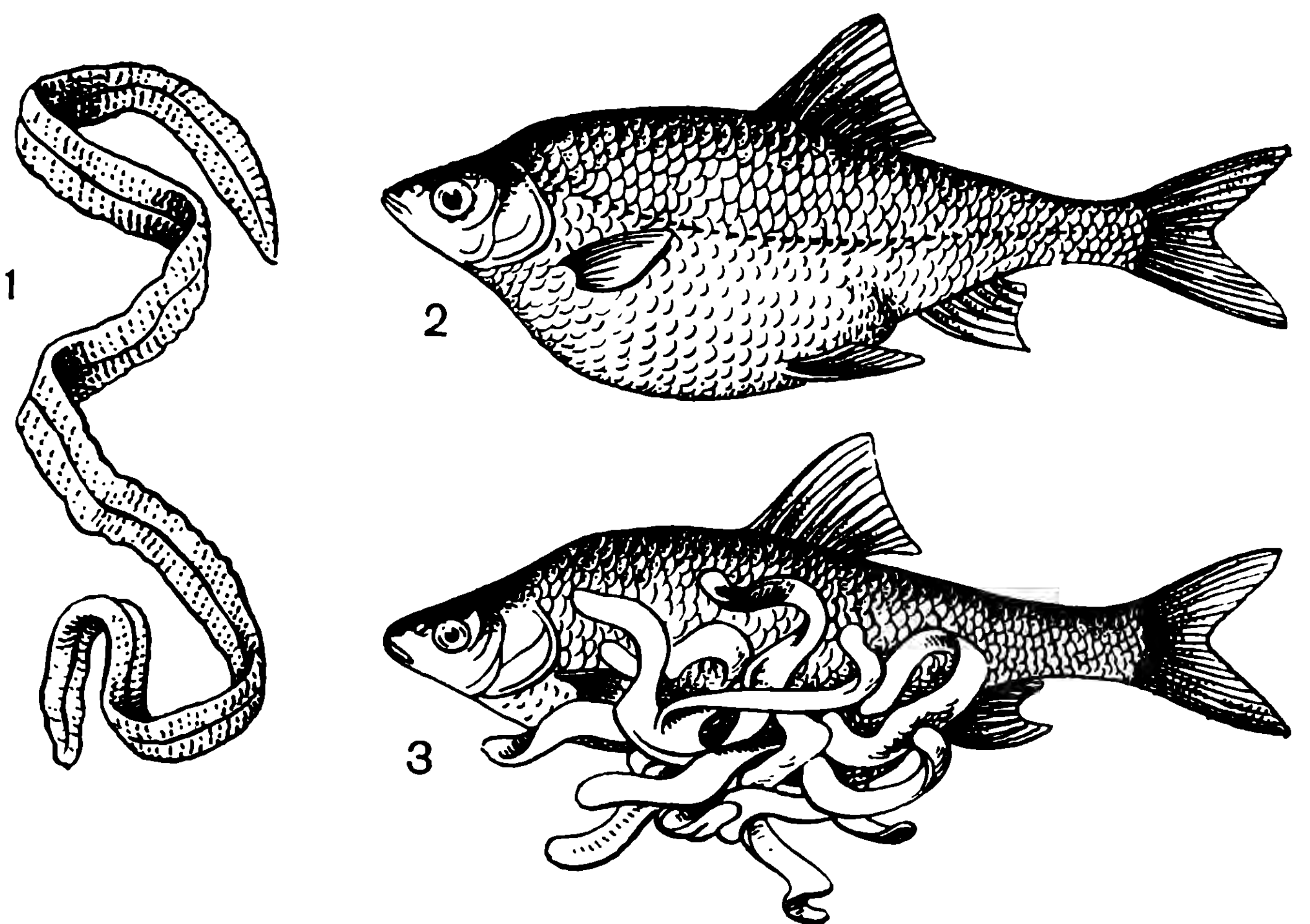
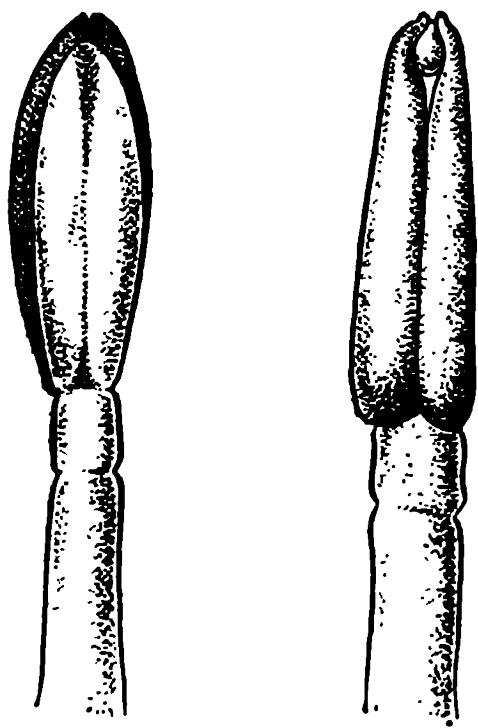


Рис. 252. Ремнец (Ligula intestinalis):

1 — личинка-плероцеркоид из полости тела рыбы; *2* — рыба, зараженная личинками ремнеца; *3* — плероцеркоиды, вышедшие через разрыв брюшной стенки рыбы.

Заражение человека лентецом широким происходит в том случае, если он употребляет в пищу сырую, недоваренную или недожаренную рыбу, в которой сохраняются живые плероцеркоиды. При поедании рыбы заражаются и хищные млекопитающие. В кишечнике окончательного хозяина через 5—6 недель лентец достигает половозрелой стадии и начинает выделять яйца. Заболевание, вызываемое лентецом широким,— дифиллоботриоз у человека протекает тяжело. У больных появляются тошнота, боли в животе, нарушается аппетит, ненормально работает кишечник, нередко больные жалуются на



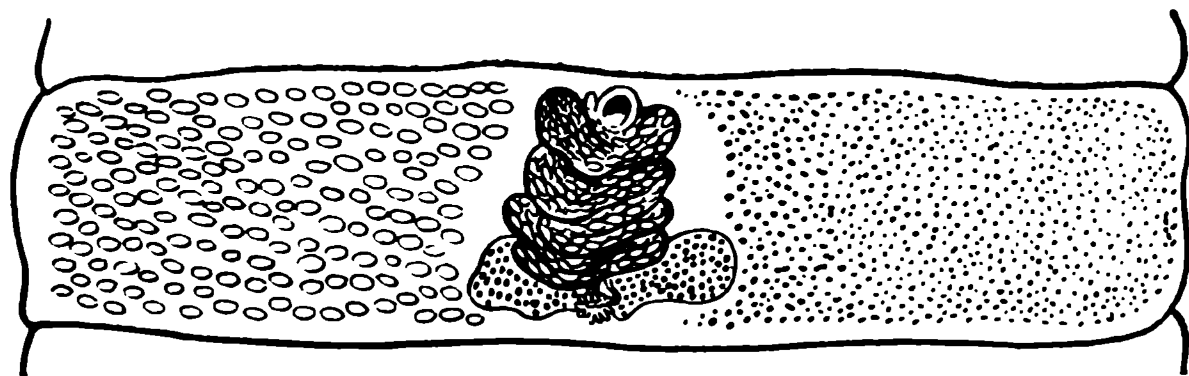
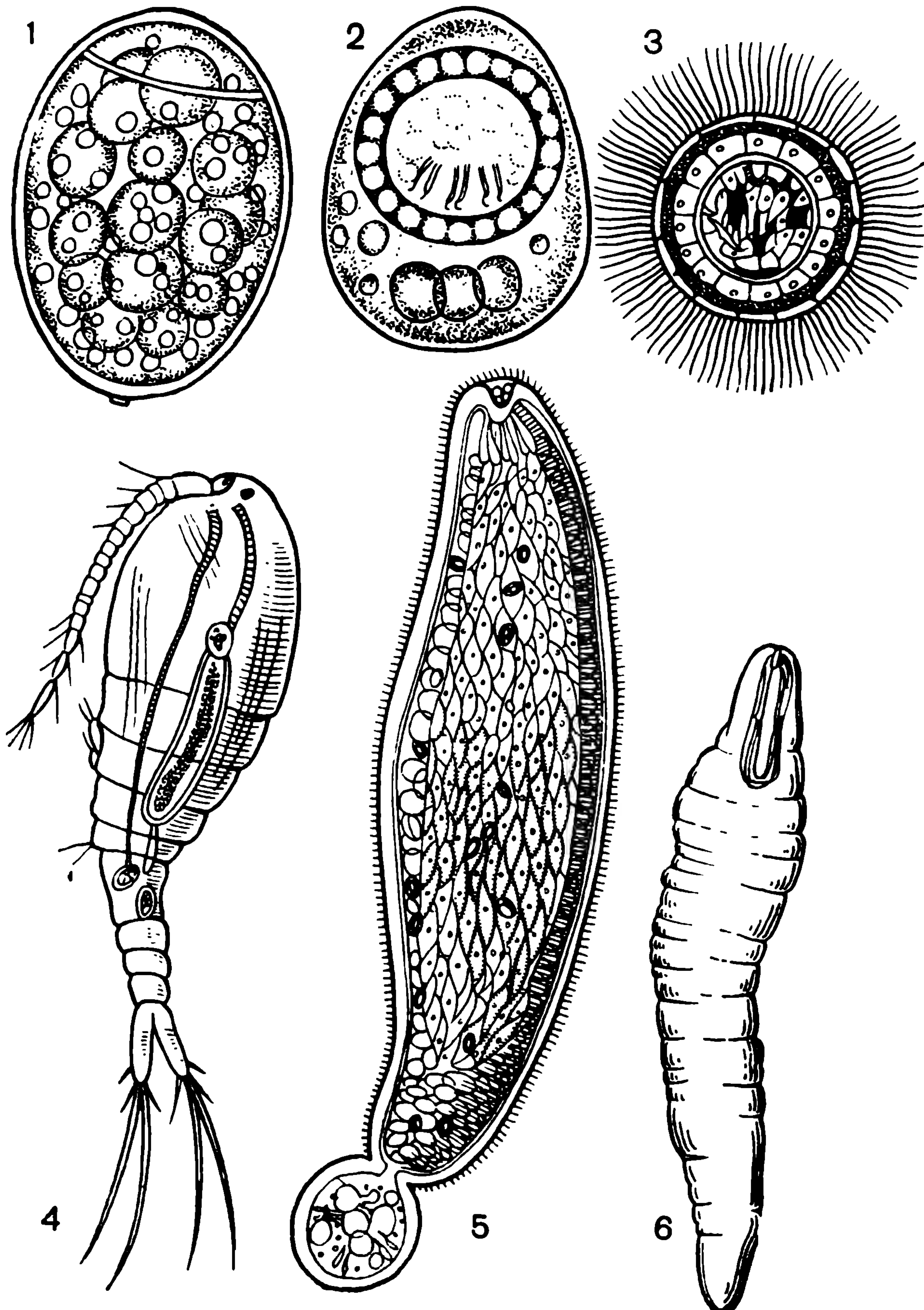


Рис. 253. Лентец широкий (Diphylloborthrium latum).
Вверху: *слева направо* — вид головки сбоку и с брюшной стороны, *внизу* — зрелый членик (в левой половине членика изображены семенники, в правой — желточники).

Рис. 254. Стадии развития лентеца широкого:
1 — яйцо; *2* — корацидий в яйце; *3* — корацидий, покинувший скорлупу яйца; *4* — циклоп с процеркоидом; *5* — процеркоид; *6* — плероцеркоид.



быструю утомляемость, слабость, головные боли, раздражительность. В более тяжелых случаях у больных развивается сильное малокровие. При своевременном лечении болезненные явления исчезают. Заражаются дифиллоботриозом чаще всего рыбаки и рабочие рыбоконсервных заводов, которые едят сырую рыбу. Часто это заболевание встречается у населения районов, где распространен обычай употреблять в пищу свежемороженую или слегка поджаренную на вертеле рыбу. Борьба с дифиллоботриозом ведется прежде всего через выявление и лечение больных и путем охраны пресноводных водоемов от загрязнения нечистотами, с которыми туда попадают яйца паразита.

ОТРЯД ЦЕПНИ (CYCLOPHYLLIDEA)

К отряду *цепней* относится бо́льшая часть всех цестод. Это наиболее совершенная и специализированная группа ленточных червей. Цепни паразитируют преимущественно у теплокровных животных — птиц и млекопитающих. Несколько видов паразитирует у человека.

Развитие цепней протекает в большинстве случаев при смене двух хозяев: промежуточного и окончательного. У представителей подотряда *мезоцестоидат* (Mesocestoidata) есть и второй промежуточный хозяин. Роль промежуточного хозяина для одних видов выполняют беспозвоночные, главным образом ракообразные и насекомые, для других — позвоночные животные. Есть цестоды, личинки которых могут паразитировать в различных органах человека. Они служат причиной очень опасных болезней.

На головке цепня есть четыре присоски и хоботок, обычно вооруженный одинарной или двойной короной крючьев; реже число рядов крючьев на хоботке больше двух. Матка цепней замкнутая, мешковидной формы, не имеет отверстия наружу. Каждый членик цепней, таким образом, имеет только два, а не три, как это свойственно лентецам, половых отверстия: в одно открывается мужская половая трубка, в другое — в а г и н а. Скапливающиеся в матке яйца выходят наружу при разрыве стенок членика.

Типичные представители цепней. Семейство *тениид* (Taeniidae) — наиболее важная в практическом отношении группа цестод. Среди них ряд очень опасных паразитов человека, а также животных, в том числе домашних и промысловых. У человека тенииды вызывают самые тяжелые заболевания, какие вообще могут причинять паразитические черви. Они часто сопровождаются сильными страданиями и нередко заканчиваются гибелью больного. Причиной болезней могут быть взрослые паразиты и их личиночные стадии. Роль промежуточного хозяина в цикле развития тениид всегда выполняют позвоночные живот-

ные. Личинки тениид могут паразитировать и у человека.

Бычий, или *невооруженный*, *цепень* (Taeniarhynchus saginatus) в половозрелом состоянии паразитирует у человека, промежуточным хозяином служит крупный рогатый скот (отсюда название «бычий»). Паразит распространен почти во всех странах мира. Взрослая цестода достигает длины 4—10 м — это один из самых длинных ленточных червей. Ширина конечных члеников 5—7 мм. Головка, как и у всех цепней, несет четыре присоски, однако она не имеет хорошо развитого хоботка и лишена крючьев — отсюда и название «невооруженный» (рис. 255). Стробила состоит более чем из 1000 члеников. Характерно строение матки, находящейся в зрелых члениках: она имеет продольный ствол, от которого вправо и влево отходят по 17—30 слабоветвящихся отростков. Матка одного членика вмещает до 175 тыс. яиц.

Жизнь бычьего цепня в кишечнике человека подробно изучена советскими учеными Ж. К. Штромом и Ф. Ф. Талызиным. Они проглотили зрелые личинки цепня, заразили себя этим паразитом и в течение нескольких лет вели тщательные наблюдения за состоянием своего организма и жизнью развивавшихся в них цепней.

Находясь в кишечнике человека, цепень периодически отделяет от стробилы зрелые членики. При этом у члеников открывается конец центрального канала матки и яйца могут выходить через образовавшееся отверстие. Большая часть члеников выделяется наружу с испражнениями хозяина, но некоторое число их может выходить активно, так как оторвавшийся членик обладает способностью к медленному передвижению. Самостоятельное выхождение члеников наблюдается обычно ночью, но иногда это происходит и днем. Покинувшие кишечник хозяина членики могут ползать по телу и по белью. За сутки больной выделяет до 28 члеников, если учесть те, которые выползли самостоятельно, и те, которые вышли с испражнениями. С этими члениками из организма больного выделяется каждый день до 5 млн. яиц цепня. В кишечнике человека бычий цепень может жить более десяти лет.

Крупный рогатый скот — промежуточный хозяин бычьего цепня — заражается паразитом, заглатывая его яйца вместе с загрязненной травой. В зрелом яйце содержится шестикрючная личинка — *онкосфера*. В кишечнике животного онкосфера освобождается от оболочки яйца и проникает в кровеносные сосуды кишечной стенки. С кровью она попадает в различные органы и в их тканях превращается в следующую личиночную стадию — в цистицерк, который представляет собой пузырек размером приблизительно с горошину; внутри него находится сколекс цестоды, ввернутый в шейку наподобие пальца

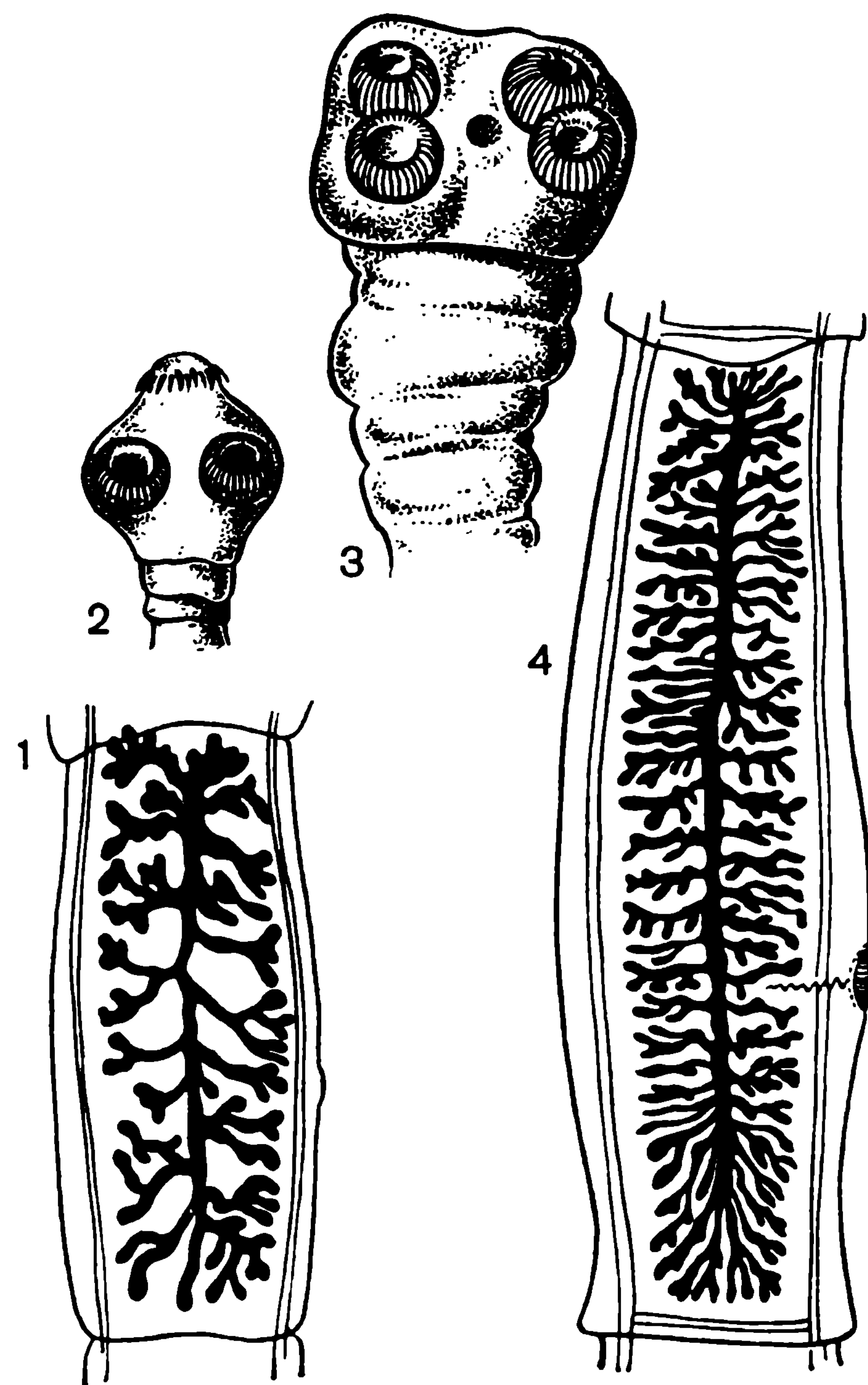


Рис. 255. Свиной (Taenia solium) и бычий (Taeniarhynchus saginatus) цепни:
1, 2 — сколекс и зрелый членик свиного цепня; *3, 4* — то же — бычьего.

перчатки. Чаще всего цистицерки (они называются также финнами) локализуются в мускулах, но могут находиться под кожей, в глазах, мозге и других органах.

Человек заражается бычьим цепнем, потребляя в пищу сырую или плохо проваренную говядину, пораженную цистицерками. У людей, пораженных бычьим цепнем, наблюдается тошнота, рвота, боли в животе, неустойчивый стул. Больные страдают повышенной раздражительностью, бессонницей, головокружениями, иногда припадками, схожими с эпилептическими. Известны случаи закупорки кишечника клубками паразита, проникновения их тел в желчный пузырь, поджелудочную железу и др. Особенно тяжело переносят заболевание дети.

Поражение цистицерками бычьего цепня крупного рогатого скота проходит обычно незаметно, но если заражение очень сильное и цистицерки локализуются не только в мышцах, но в мозге, в сердце и других жизненно важных органах, болезнь проявляется резко и животные, особенно молодняк, могут погибнуть.

Борьба с тениаринхозом (заболевание, вызываемое взрослой формой бычьего цепня) проводится путем выявления и лечения больных людей, а также проведения общих санитарно-бытовых мероприятий. Большое значение в борьбе

с этим заболеванием имеет выбраковка зараженных цистицерками туш убитого на бойне крупного рогатого скота. Такая мера направлена на то, чтобы прервать цикл развития цепня в одном или во всех его звеньях. Подлежат контролю туши крупного рогатого скота и при подворном забое, чтобы не допустить использования в пищу цистицеркозного мяса.

Свиной, или *вооруженный*, *цепень* (Taenia solium) отличается от бычьего меньшими размерами тела (длина 2—3 м, редко до 8 м) и строением сколекса (цв. табл. 48). У этого цепня сколекс имеет хорошо развитый хоботок, который вооружен двумя рядами крючьев, отсюда название цепня — «вооруженный» (рис. 255). Имеются отличия и в строении половой системы: двухлопастной яичник снабжен маленькой добавочной долькой, матка с меньшим числом боковых отростков — их всего 7—12. Оторвавшиеся от стробилы членики свиного цепня не способны к самостоятельным передвижениям. Во взрослой стадии свиной цепень паразитирует в кишечнике человека. Промежуточный его хозяин — домашние и дикие свиньи (отсюда название — «свиной»). Свиньи заражаются финнами цепня при поедании корма, в котором имеются яйца паразита. Особенно часто заражаются свиньи в неблагоустроенных хозяйствах, где они нередко поедают нечистоты, содержащие не только отдельные яйца, но и целые членики, набитые яйцами.

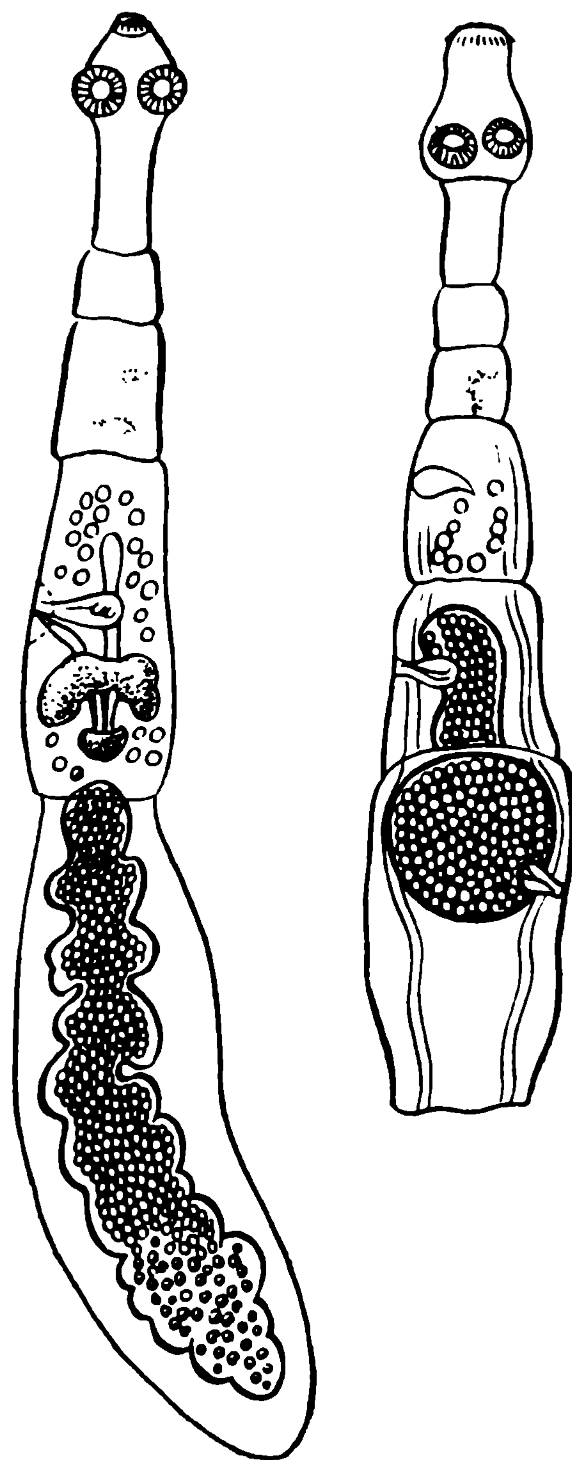


Рис. 256. Эхинококк Echinococcus granulosus (*слева*) и альвеококк Alveococcus multilocularis (*справа*).

Цистицерки свиного цепня сходны по строению с цистицерками бычьего. Локализуются они главным образом в мышцах, но также и в других органах.

Человек заражается свиным цепнем при употреблении в пищу свинины, содержащей необезвреженные финны. При заболевании проявляются симптомы, сходные с теми, какие описаны для больных, зараженных бычьим цепнем. Однако для человека свиной цепень представляет бо́льшую опасность, чем бычий. Дело в том, что у человека, как и у промежуточного хозяина (свиньи), в мышцах и других органах могут развиваться цистицерки, если в его пищеварительный тракт попадут яйца гельминта. Возникающее заболевание — ц и с т и ц е р к о з может быть более или менее опасным в зависимости от органа, который поражается цистицерками. Особенно тяжело протекает цистицеркоз центральной нервной системы. В головном мозге цистицерки достигают 5—20 мм в диаметре, степень заражения мозга может быть огромной. Приблизительно у 20% больных цистицеркозом людей цистицерки обнаруживаются в глазах, что иногда приводит к потере зрения. Цистицеркоз мозга характеризуется следующими симптомами: рвота, сильные головные боли, нарушение зрения, галлюцинации, замедленное мышление, эмоциональные нарушения, спутанное сознание, апатия, потеря памяти, слабоумие, постоянное ухудшение состояния здоровья.

Тениоз и цистицеркоз человека распространены повсеместно, но особенно широко в развивающихся тропических странах. Одно время в отдаленном районе Индонезии, в Ириан-Джайя, в больницы стало поступать много пациентов с ожогами. Было выяснено, что проживающие в этом районе люди племени экаги живут в традиционных примитивных хижинах. В холодное время в них поддерживается огонь в течение всей ночи. Ожоги получали люди, страдающие цистицеркозом центральной нервной системы. Во время эпилептических припадков они падали в огонь очага. Цистицеркозом болеет так много людей из племени экаги, что создается угроза существованию всего племени.

Цистицерки из мозга и глаз во многих случаях удаляются хирургически. В последние годы обнадеживающие результаты дает лечение цистицеркоза мозга лекарственным препаратом п р а з и к в а н т е л е м. Борьба с тениозом человека и цистицеркозом свиней проводится так же, как и с заболеваниями, вызываемыми взрослой и личиночной формами бычьего цепня.

Эхинококк (Echinococcus granulosus), в отличие от бычьего и свиного цепней,— мелкая цестода. Взрослый червь длиной всего 2,7—5,4 мм, тело его состоит из 3—4 члеников. Сколекс имеет четыре присоски и хоботок, вооруженный двумя рядами крючьев общим числом 36—40. Матка с яйцами находится только в заднем членике (рис. 256).

Взрослые эхинококки паразитируют в кишечнике собак, волков и других плотоядных млекопитающих. Личинки паразита обитают в различных органах главным образом травоядных животных: у овец, коз, крупного рогатого скота, свиней, лошадей, верблюдов, оленей, грызунов и др. Личиночной формой может заразиться и человек, для которого эхинококк представляет очень большую опасность.

Жизненный цикл паразита протекает следующим образом. Паразитирующие в кишечнике

собаки взрослые эхинококки отделяют членики, заполненные яйцами. С испражнениями собаки членики выделяются во внешнюю среду. С загрязненной пищей (травой, сеном) или водой яйца попадают в пищеварительный тракт названных выше промежуточных хозяев. Особенно часто это происходит на пастбище, где вместе со скотом находятся сопровождающие пастухов собаки. Заражению травоядных животных способствует то, что членики паразита способны передвигаться. Они могут выходить из испражнений собаки и расползаться по почве, подстилке, могут даже подниматься на траву.

К человеку яйца паразита попадают обычно непосредственно от собаки. Ухаживая за своим другом, лаская его, человек загрязняет руки яйцами эхинококка, прилипшими к шерсти собаки. Яйца попадают затем в пищу и с ней в кишечник человека. Особенно легко могут заражаться дети, которые часто не только ласкают, но и целуют собак.

Из яйца, проглоченного промежуточным хозяином, в его пищеварительном тракте выходит личинка — о н к о с ф е р а, которая проникает в кровеносные сосуды и с кровью заносится в разные органы, преимущественно в печень и легкие. Из онкосферы здесь развивается следующая личиночная стадия — э х и н о к о к к о в ы й п у з ы р ь.

Эхинококк-личинка отличается от цистицерка. Это плотный шар, наполненный бесцветной жидкостью, внутри него имеются пузыри меньшего размера, так называемые д о ч е р н и е п у з ы р и, которые, в свою очередь, могут содержать внучатные пузыри. Все они также заполнены жидкостью. На внутренней поверхности как материнского, так и других пузырей вырастают выводковые капсулы, в которых находятся зародышевые сколексы. Множество зародышевых сколексов скопляется и вне выводковых капсул, в жидкости, заполняющей пузыри. Из каждого зародышевого сколекса в организме окончательного хозяина вырастает взрослая цестода. Эхинококковые пузыри имеют размер обычно от горошины до арбуза, но в отдельных случаях они могут достигать значительно больших размеров. Ветеринарные врачи находили в печени крупного рогатого скота эхинококковые пузыри массой свыше 60 кг; в таком пузыре содержится около 43 л жидкости.

Личинка эхинококка растет медленно. Через 5 месяцев она вырастает лишь до 1 см в диаметре, а предельных размеров может достичь только через 20—30 лет.

Жизненный цикл эхинококка замыкается, когда эхинококковые пузыри с живыми головками поедают окончательные хозяева — собаки и другие плотоядные. Случается это, когда владельцы собак кормят их внутренностями и бракованными органами убиваемых животных, которые заражены эхинококками. В кишечнике окончательных хозяев цестоды становятся половозрелыми к концу третьего месяца после заражения.

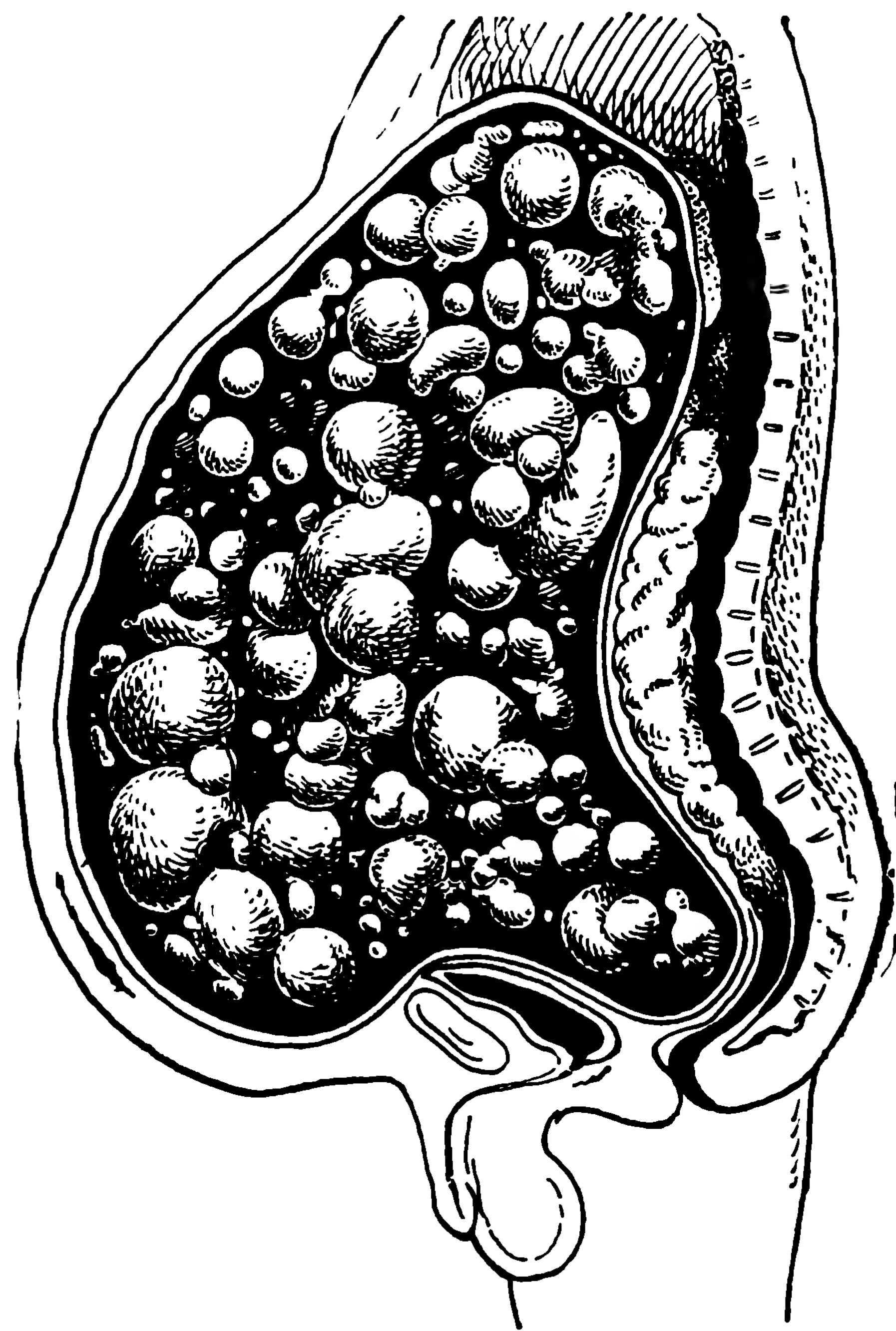


Рис. 257. Расположение эхинококковых пузырей в брюшной полости больного.

Заражение человека эхинококковым пузырем представляет большую опасность. Чаще всего личинка локализуется в печени и легких (рис. 257). Разросшийся пузырь разрушает ткань пораженного органа и давит на окружающие ткани. Возможны разрывы пузыря, при которых содержимое изливается в полость тела, легкие, желчный пузырь и др. В полости тела при разрыве пузыря из его содержимого иногда развиваются новые эхинококковые пузыри, усугубляющие заболевание. Разрывы пузыря ведут часто к смерти хозяина.

Эхинококкоз животных, вызванный личиночной стадией, протекает обычно хронически и бессимптомно. Однако при очень сильном заражении животное резко худеет и может погибнуть.

Эхинококкоз распространен во всех странах, особенно в странах с развитым скотоводством и там, где в хозяйстве человека важную роль играют собаки. В комплекс мероприятий по борьбе с эхинококкозом входит обследование собак на зараженность эхинококком, их лечение, недопущение скармливания собакам мясных отходов, регулирование численности собак, уничтожение безнадзорных. Большое значение имеет утилизация пораженных личинками эхинококка органов. Важно вести просветительную работу среди на-

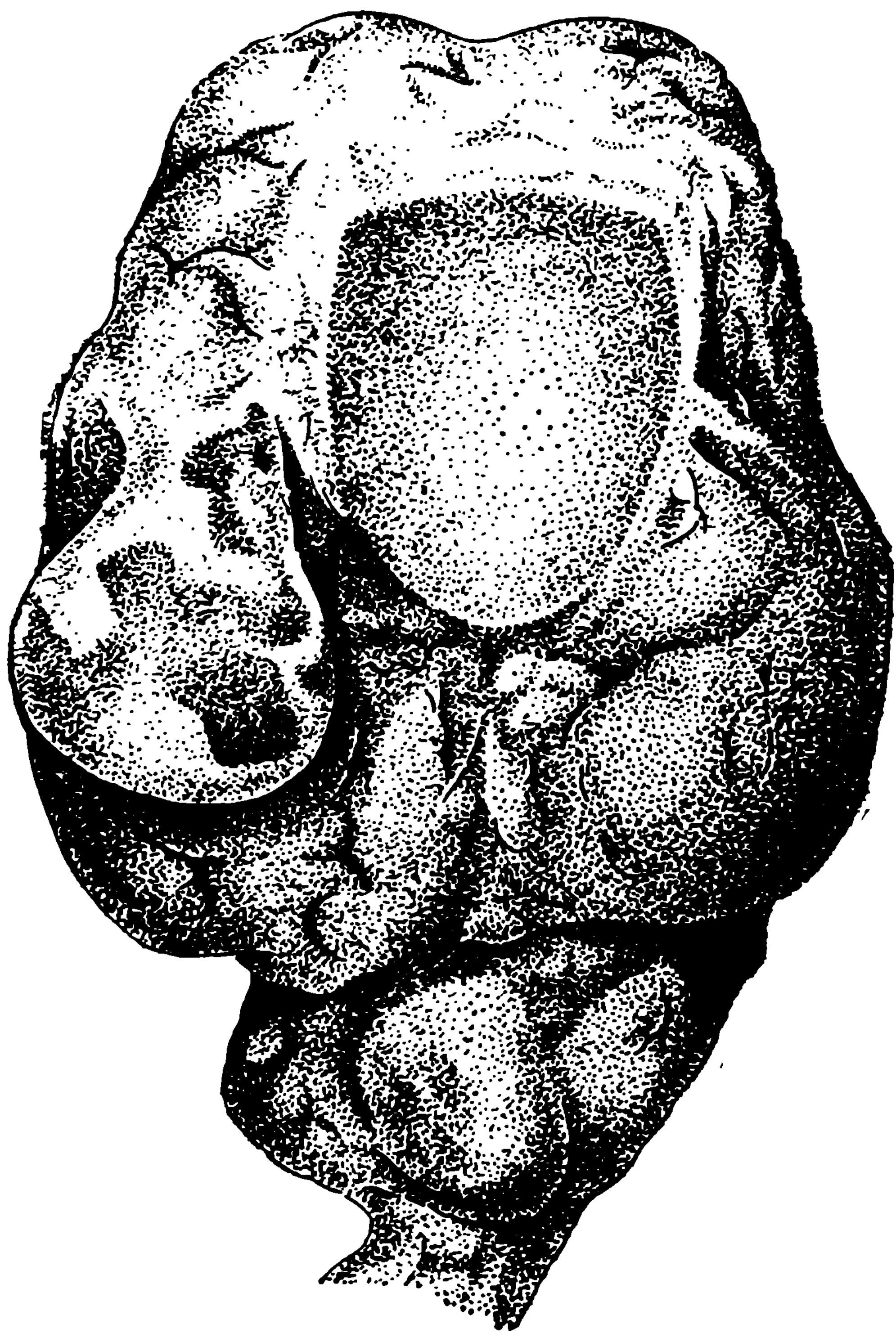


Рис. 258. Два ценурозных пузыря в головном мозге овцы.

селения, объяснять причины заболевания человека эхинококком и меры его предупреждения.

Лечение эхинококкоза человека осуществляется хирургически. Успех хирургического вмешательства зависит от локализации личинок, а также от их размеров и числа.

Альвеококк (Alveococcus multilocularis) по строению взрослых цестод очень близок к эхинококку (рис. 256). Более четко различаются личиночные формы этих видов. У альвеококка личинка имеет вид грозди пузырьков, общий размер которой достигает размера грецкого ореха. Отдельные пузырьки величиной с горошину содержат зародышевые сколексы. Окончательными хозяевами альвеококка являются главным образом лисицы, хотя он может паразитировать у собак, волков и других хищных животных. Личиночная форма поселяется преимущественно у грызунов. Ею может заразиться и человек. У человека личинки альвеококка поражают главным образом печень и легкие. Заболевание, вызванное альвеококком, у человека протекает обычно тяжелее, чем при заражении эхинококком. Личинка альвеококка неудержимо разрастается, проникая из одного органа в другой. В этом отношении она напоминает раковую опухоль. Борьба с альвеококкозом человека и животных такова же, как и с эхинококкозом.

Взрослая цестода *мультицепса*, или *мозговика овечьего* (Multiceps multiceps), живет в кишечнике собак, волков, лисиц и некоторых других плотоядных семейства псовых. Паразит достигает 40—100 см длины и 5 мм ширины. Стробила состоит из 200—250 члеников. Головка с присосками и хоботком вооружена 22—23 крючьями. В матке зрелых члеников от центрального ствола в каждую сторону отходит по 9—26 отростков.

Личиночная стадия мозговика — ценур локализуется в головном, иногда в спинном мозге овец. Находили ценура и у некоторых других парнокопытных животных, а также у человека. Ценур представляет собой наполненный жидкостью пузырь размером с голубиное яйцо, иногда больше (рис. 258). На его внутренней стороне находятся небольшие беловатые утолщения. Это головки паразита, которых в одном пузыре может быть иногда до нескольких сот.

Овца заражается ценурами, когда в желудок ее с травой или водой попадают яйца мозговика. Яйца на пастбище распространяют собаки, зараженные взрослой формой паразита. Из яйца в пищеварительном тракте овцы выходит онкосфера, которая проникает в кровеносные сосуды и с кровью достигает головного мозга, превращаясь здесь в ценура. Поедая голову овцы, пораженной личинками паразита, собака заражается взрослыми мультицепсами.

Мозговик распространен в тех районах, где разводят овец и где не ведется борьба с бродячими собаками. В этих же районах могут заражаться ценурозом и люди. Наибольшей опасности заражения подвержены работники овцеводческих хозяйств, особенно те, которые близко соприкасаются с собаками. У человека ценуры могут локализоваться в головном или спинном мозге, в глазах, под кожей, в мышцах и межмышечной соединительной ткани. При поражении мозга заболевание длится несколько лет и сопровождается острыми болезненными явлениями. Лечение заключается в удалении ценура хирургическим путем.

Локализуясь в мозге овец, ценур давит на нежную мозговую ткань и вызывает ее отмирание. Если пузырь находится на поверхности мозга, он давит на кости черепа, которые истончаются, иногда даже продырявливаются. Ценурами заражается преимущественно молодняк в возрасте до года.

Внешне болезнь проявляется по-разному, в зависимости от места нахождения личинки в мозге, от количества пузырей и состояния овцы. При поражении лобных долей мозга овца стремительно бежит или подолгу стоит, опершись опущенной головой в какой-либо предмет. Если ценур локализуется в височно-теменной доле, то овца совершает круговые движения. Указанный симптом особенно характерен, поэтому в народе болезнь получила название «вертячка». При локализации ценура в височно-теменной области мозга у жи-

вотных часто нарушается зрение на стороне, противоположной пораженной половине. В том случае, если ценур находится в затылочной доле, овца с высоко поднятой или запрокинутой на спину головой пятится назад и падает. Поражение мозжечка вызывает нарушение равновесия, координации движений и частичный паралич мускулатуры. Больные овцы отказываются от корма, худеют и обычно погибают. Случаи самостоятельного выздоровления исключительно редки. В Советском Союзе разработан метод хирургического удаления ценуров. В результате операции около 80% овец возвращается хозяйствам здоровыми.

Для предохранения овец от заражения ценурами нужно не допускать поедания собаками головы больных животных. Собак, обслуживающих овцеводческие хозяйства, необходимо периодически обследовать на зараженность взрослыми формами паразита и лечить.

Семейство *аноплоцефалиды* (Anoplocephalidae) включает большое количество цепней, хозяевами которых являются главным образом млекопитающие. Многие из них паразитируют у жвачных животных, вызывая тяжелые заболевания. Сколекс аноплоцефалид лишен хоботка и крючьев, стробила обычно длинная. Ширина ее члеников в несколько раз превышает длину. Семенников много, яичник лопастной, зрелая матка мешковидная с многочисленными выпячиваниями. Яйца содержат так называемый грушевидный аппарат, который образован внутренними оболочками яйца. Аппарат заключает в себе онкосферу. Цикл развития аноплоцефалид протекает со сменой двух хозяев. Промежуточные хозяева — мелкие почвенные, или панцирные, клещики.

Мониезия экспанза (Moniezia expansa) — наиболее распространенный представитель аноплоцефалид. Взрослая цестода паразитирует в кишечнике овец, коз, крупного рогатого скота и некоторых диких жвачных. Паразит достигает 1—5 м длины при максимальной ширине до 16 мм (рис. 259). Для члеников характерно наличие близ их передних краев розетковидных желез. В каждом членике — двойной комплект женских и мужских половых органов, располагающихся двумя группами возле каждого бокового края членика. Соответственно этому на каждой боковой стороне членика имеется половая клоака, куда открываются женские и мужские половые протоки. Яйца паразита или целые членики с фекалиями овец рассеиваются по пастбищу. Пастбищные клещики — промежуточные хозяева мониезии заглатывают яйца. В теле клещиков из яиц развиваются цистицерки. Процесс этот длится 2—4 месяца. В пищеварительный тракт овец, телят и других окончательных хозяев зараженные клещики попадают вместе с травой. В кишечнике указанных хозяев через 4—6 месяцев из цистицерков вырастает взрослая мониезия, способная отделять членики со зрелыми яйцами.

Мониезиоз (заболевание, вызываемое мониезиями) наносит огромный ущерб животноводческим хозяйствам. Тяжесть заболевания зависит от того, каким количеством паразитов заражено животное. Известны случаи, когда у телят или молодняка овец мониезии почти полностью занимали просвет тонкого кишечника. При таком заражении животные крайне истощаются и, если не применяется лечение, гибнут.

Борьба с мониезиозом проводится главным образом преимагинальной дегельминтизацией. Мероприятие это заключается в том, что животным в хозяйствах, где отмечено это заболевание, дают лекарственные препараты в то время, когда паразиты не достигли половой зрелости и не начали выделять во внешнюю среду яйца. В течение пастбищного сезона животные получают лекарства дважды.

Семейство *гименолепидиды* (Hymenolepididae) — одна из наиболее совершенных групп цепней, объединяющая очень большое количество видов, паразитирующих у птиц, млекопитающих, а также у человека.

Для строения гименолепидид характерны следующие особенности: малое число семенников (обычно три, иногда даже два или один); небольшое число крючьев на хоботке (обычно 8—10), которые расположены в один ряд; в мужской по-

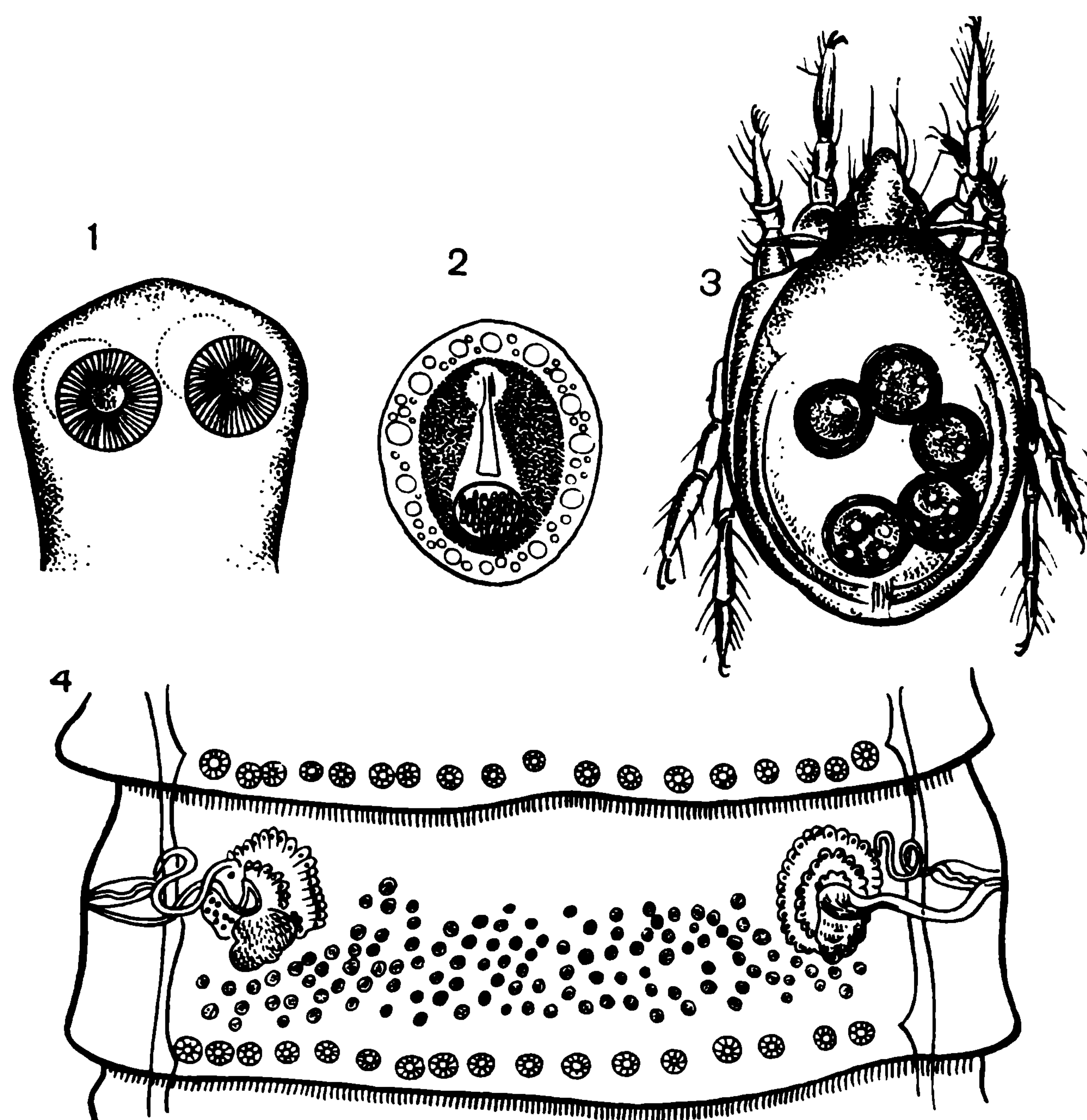


Рис. 259. Moniezia expansa:

1 — сколекс; *2* — яйцо с грушевидным аппаратом; *3* — почвенный клещик, зараженный цистецеркоидами мониезии; *4* — гермафродитный членик.

ловой системе — наличие крупного наружного семенного пузырька и для ряда видов — хитинового стилета, пронизывающего циррус; в женской половой системе — крупный яичник, компактный желточник и хорошо развитый семеприемник, занимающий иногда значительную долю членика. Развитие гименолепидид протекает со сменой двух хозяев. Промежуточные хозяева в большинстве случаев — ракообразные или насекомые.

Карликовый цепень (Hymenolepis nana) — один из немногих видов гименолепидид, паразитирующих у человека. Отличается от других представителей гименолепидид тем, что человек является для него одновременно и промежуточным, и окончательным хозяином. Из яиц, выделяемых паразитом в кишечник человека, выходят личинки — онкосферы, которые проникают в ворсинки. Здесь из них развиваются цистицеркоиды. Через некоторое время цистицеркоиды выходят в кишечник и достигают половозрелой стадии. Часть яиц выделяется с фекалиями наружу, и если они попадают затем в пищеварительный тракт человека, то тоже развиваются в нем во взрослого червя. Карликовым цепнем заражаются чаще дети, чем взрослые. Это связано с более слабым развитием у детей гигиенических навыков и меньшей сопротивляемостью детского организма к заражению.

Большое число видов гименолепидид паразитирует у птиц, в том числе и у домашних. Особенно большую опасность представляют эти гельминты для водоплавающих птиц — гусей и уток. У гусей чаще других паразитирует *гименолепис ланцетовидный* (Drepanidotaenia lanceolata). Развитие паразита происходит при участии рачков циклопов (промежуточные хозяева). Паразит нередко вызывает массовый падеж молодняка гусей. У уток часто паразитируют гименолепидиды родов Microsomacanthus, Sobolevicanthus, Fimbriaria, Aploparaksis, Diorchis и др.

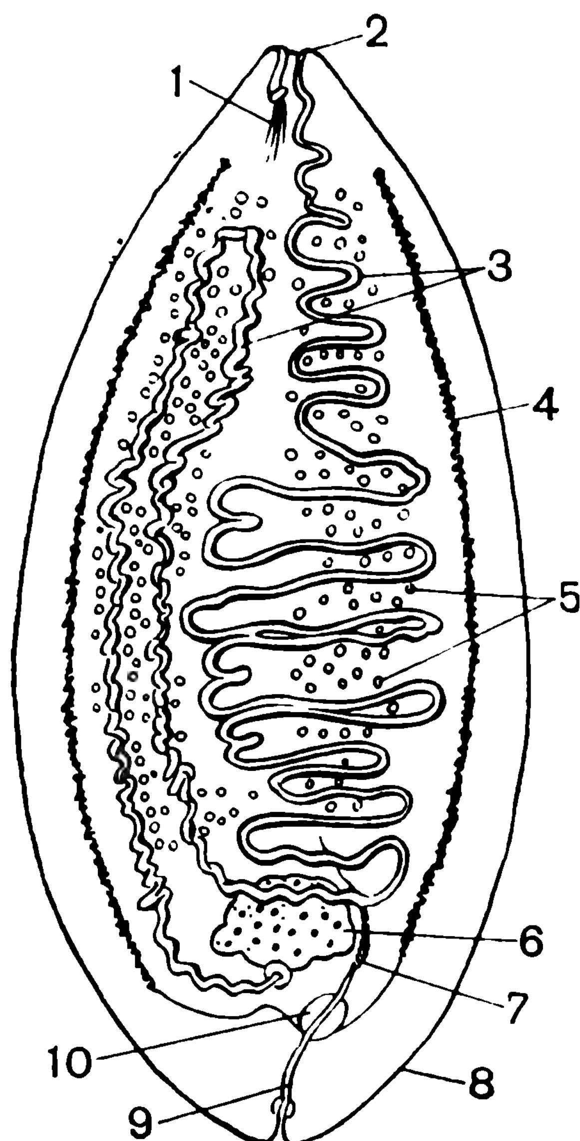
КЛАСС АМФИЛИНОИДЕИ (AMPHILINOIDEA)

Амфилиноидеи — небольшая своеобразная группа плоских червей, которых раньше относили (вместе с отрядом Gyrocotyloidea) как подкласс (Cestodaria) к классу цестод. Советский исследователь М. Н. Дубинина доказала самостоятельность этой группы гельминтов как класса.

Амфилиноидеи паразитируют в полости тела ганоидных, некоторых костистых рыб и черепах. Промежуточными хозяевами служат ракообразные. Тело амфилиноидей плоское, нечленистое, с одним комплектом половых органов. На переднем конце имеется небольшой хоботок, способный втягиваться. Как и у цестод, у амфилиноидей нет кишечника. В наружных участках паренхимы рассеяны минеральные тельца. Выделительная система с протонефридиальными клетками, в полости которых имеется не одно ресничное пламя, как у других плоских червей, а много — от 13 до 30. Выделительная пора открывается на заднем конце тела.

Рис. 260. Амфилина (Amphilina foliacea):

1 — протоки одноклеточных желез; *2* — наружное отверстие матки; *3* — матка; *4* — желточники; *5* — семенники; *6* — яичник; *7* — семепровод; *8* — влагалище; *9* — семеизвергательный канал; *10* — пропульсаторный орган, сокращениями которого семенная жидкость выбрасывается из мужского полового отверстия.



Мужская половая система представлена многочисленными семенниками. Мужское половое отверстие находится на заднем конце тела, так же как и отверстие вагины. Яичник лежит в последней четверти длины паразита. Желточные фолликулы в виде узких полей тянутся вдоль тела. Имеется семеприемник, у некоторых видов — дополнительный семеприемник, отличающийся большими размерами. Матка трубчатая, несколькими извивающимися коленами она проходит от заднего конца гельминта к переднему, где открывается отверстием наружу. Яйца без крышечки, со стебельком на одном конце. В период продвижения по матке к половому отверстию в них формируется личинка. Она несет на поверхности реснички, на заднем конце — десять эмбриональных крючков. Личинка амфилиноидей называется ликофорой.

В составе класса амфилиноидей известно к настоящему времени всего десять видов.

Амфилина (Amphilina foliacea) — распространенный в Советском Союзе (реки Каспийского

бассейна, Сибири) представитель амфилиноидей, паразитирующий в полости тела осетровых рыб. Амфилина имеет плоское удлиненно-овальное тело со слегка суженным передним концом. Максимальные размеры амфилины от крупных осетровых: белуги, осетра, севрюги — составляют 60—65 мм длины и 25—30 мм ширины, от стерляди (мелкий вид) — 25 мм длины и 17 мм ширины. Большинство особей амфилин молочного цвета, но бывают желтые и даже коричневые. На переднем конце тела имеется хоботок, на заднем — узкое вдавление, на дне которого находится десять эмбриональных крючков (рис. 260). К вершине хоботка подходят протоки фронтальных желез. Мышечная система хорошо развита. Нервная система располагается в основном в периферической паренхиме. Она состоит из двух боковых нервных стволов, расположенных по ходу их ганглиозных утолщений и нервных перемычек, соединяющих ганглиозные утолщения двух стволов. В периферической паренхиме — густая сеть выделительных трубочек; продольных выделительных каналов, таких, как у цестод, нет. Экскреторная пора открывается в то углубление на заднем конце тела, в котором находятся эмбриональные крючья.

Многочисленные семенники размещаются двумя полями вдоль тела амфилины. Семепровод берет начало у задних краев полей семенников, образует многочисленные извивы и переходит в семеизвергательный канал. В начальной части последнего имеется сильный мышечный б у л ь б у с, сокращениями которого сперма выбрасывается из полового отверстия, расположенного на заднем конце тела. Веерообразный лопастной яичник лежит в последней четверти тела гельминта. Яйцевод образует оотип, окруженный железами Мелиса. Перед оотипом в яйцевод впадает расширенная часть вагины, представляющая собой семеприемник. Вагина открывается близ мужского полового отверстия. Желточные фолликулы узкими полосами тянутся близ боковых краев тела, параллельно им. Матка очень длинная, образует три извивающихся колена в пространстве между яичником и передним концом тела, где расположено ее отверстие наружу. В конечных отделах матки заканчивается формирование в яйцах десятикрючной личинки — л и к о ф о р ы.

Яйца с ликофорой внутри во внешней среде проглатываются рачками-бокоплавами, в пищеварительном тракте которых ликофора покидает скорлупу яйца, проникает через стенку пищеварительного канала в полость тела. К 43 дням развития в промежуточном хозяине личинки достигают 2—4 мм длины и по строению полностью соответствуют молодым амфилинам из полости тела окончательных хозяев — рыб. Проглоченные вместе с промежуточным хозяином осетровой рыбой личинки проникают через стенку ее желудка в полость тела, где достигают половой зрелости.

ТИП НЕМАТЕЛЬМИНТЫ (NEMATHELMINTHES)

В типе *немательминтов* большое число как паразитических, так и свободноживущих форм. Свободноживущие немательминты заселили морские и пресные водоемы и почву всех материков, а паразитические — всех многоклеточных животных и растения.

Считают, что немательминты произошли от турбеллярий. Однако они обладают такими структурами, которые у турбеллярий отсутствуют. Так, тело немательминтов одето в плотный кутикулярный покров, но у них нет кожно-мускульного мешка в том виде, который наблюдается у турбеллярий и вообще у платод. Кожно-мускульный мешок немательминтов ограничен только продольной мускулатурой, либо мускулатура представлена отдельными тяжами продольных мышц, к которым присоединяются (но не всегда) серийно расположенные кольцевые мышцы. Даже когда мышцы образуют сплошной слой, он все же прерывается вдоль спинной, двух боковых и брюшной сторон, образуя, таким образом, четыре разобщенных мышечных сектора. Следовательно, для немательминтов характерна рудиментация и даже частичная редукция кожно-мускульного мешка их платодных предков. Кожно-мускульный мешок немательминтов состоит из кутикулы, слоя живых эпителиальных клеток, получившего название гиподермы, и частично или полностью дезинтегрированного мышечного слоя.

Другая особенность организации немательминтов — утрата паренхимы: между стенкой тела и внутренними органами появляются щели, заполненные жидкостью. Эти щели образуют так называемую первичную полость тела, которая не имеет собственных выстланных эпителием стенок.

Пищеварительная система немательминтов четко дифференцирована на переднюю, среднюю и заднюю кишку, открывающуюся наружу заднепроходным отверстием (анусом). Наличие ануса вызвало образование хвоста — участок тела, лежащий позади ануса. Ротовое отверстие перемещено на передний конец тела.

Дыхательная и кровеносная системы у немательминтов отсутствуют. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела через кожные покровы, а также через полость кишечника. Внутренние органы этих животных омываются жидкостью, заполняющей первичную полость тела и участвующей в сложных процессах обмена и переработки его продуктов в связи с функциями выделительных органов.

В состав типа немательминтов входят классы: *брюхоресничные* (Gastrotricha), *нематоды* (Nematoda), *коловратки* (Rotatoria), *киноринхи* (Kinorhyncha), *волосатиковые* (Nematomorpha), *колючеголовые* (Acanthocephala), *приапулиды* (Priapulida) и *камптозои*, или *сгибающиеся* (Kamptozoa).

КЛАСС БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ, ИЛИ ГАСТРОТРИХИ (GASTROTRICHA)

Класс *брюхоресничных* содержит несколько сотен видов микроскопических ресничных червеобразных существ, обычных в пресных водах и в море. Природа и филогенетическое положение этих организмов были выяснены не сразу. Их первые изображения (под наименованием «инфузории») принадлежат натуралисту XVIII в. О. Ф. Мюллеру. Уже в XIX в. известный микроскопист Эренберг описал и ввел в науку первые роды пресноводных гастротрих Chaetonotus и Ichthydium, но обозначил их коловратками. В середине прошлого века Шульце открыл первую морскую гастротриху Turbanella и выдвинул идею близости гастротрих к турбелляриям. Собственно название Gastrotricha (т. е. буквально «брюхоресничные») принадлежит нашему соотечественнику И. И. Мечникову. Руководствуясь идеей о родстве гастротрих и коловраток, он объединил эти две группы в один класс. Людвиг был первым, кто нашел в организации гастротрих черты, объединяющие их с нематодами. Чрезвычайно много занимался гастротрихами Зелинка; в 1899 г. он опубликовал монографию, суммировавшую все известные к тому времени данные по анатомии и систематике гастротрих. Зелинка вновь объединил гастротрих и коловраток, введя для них группу Trochelminthes на том основании, что, по его мнению, те и другие

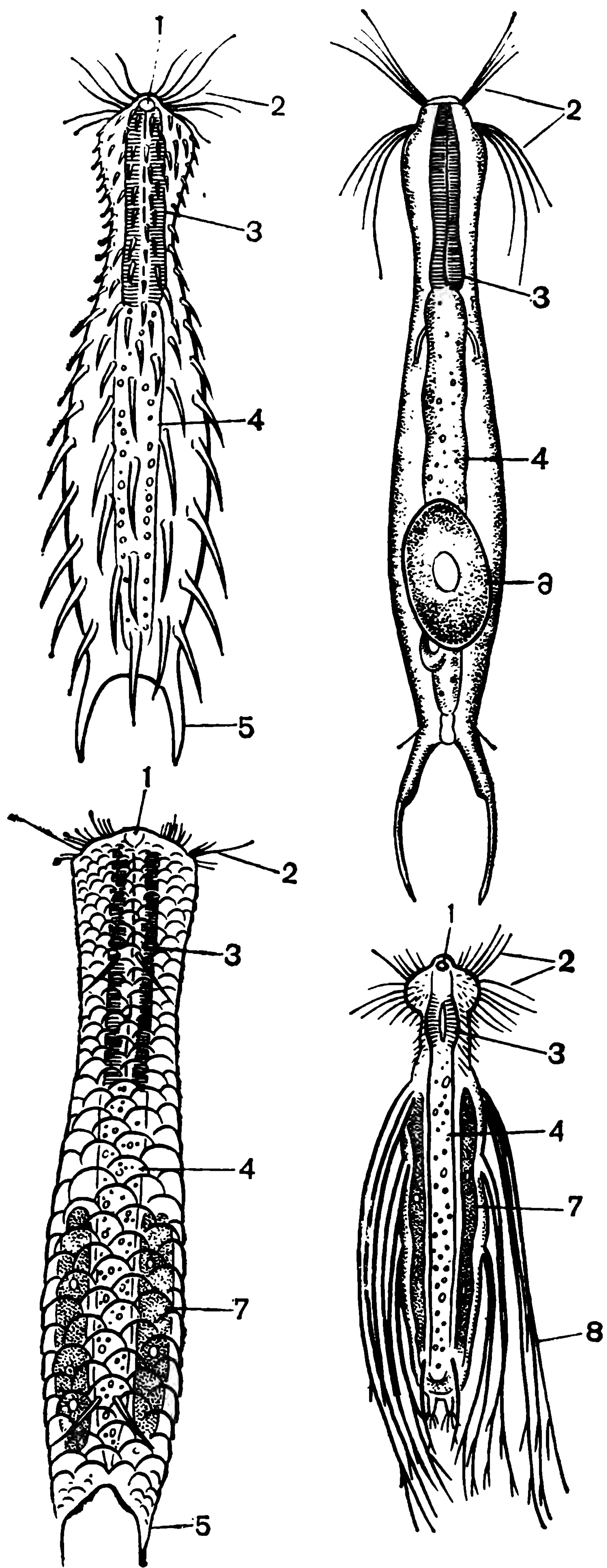


Рис. 261. Пресноводные гастротрихи отряда Chaetonotida.

Вверху: *слева* — Chaetonotus; *справа* — Ichthydium. *Внизу*: *слева* — Lepidodermella, покрытая кутикулярными чешуйками; *справа* — Stylochaeta; *1* — ротовая полость; *2* — головные чувствительные жгутики; *3* — глотка (фаринкс); *4* — средняя кишка; *5* — прикрепительные трубочки; *6* — яйцо; *7* — яичник; *8* — пучки длинных щетинок.

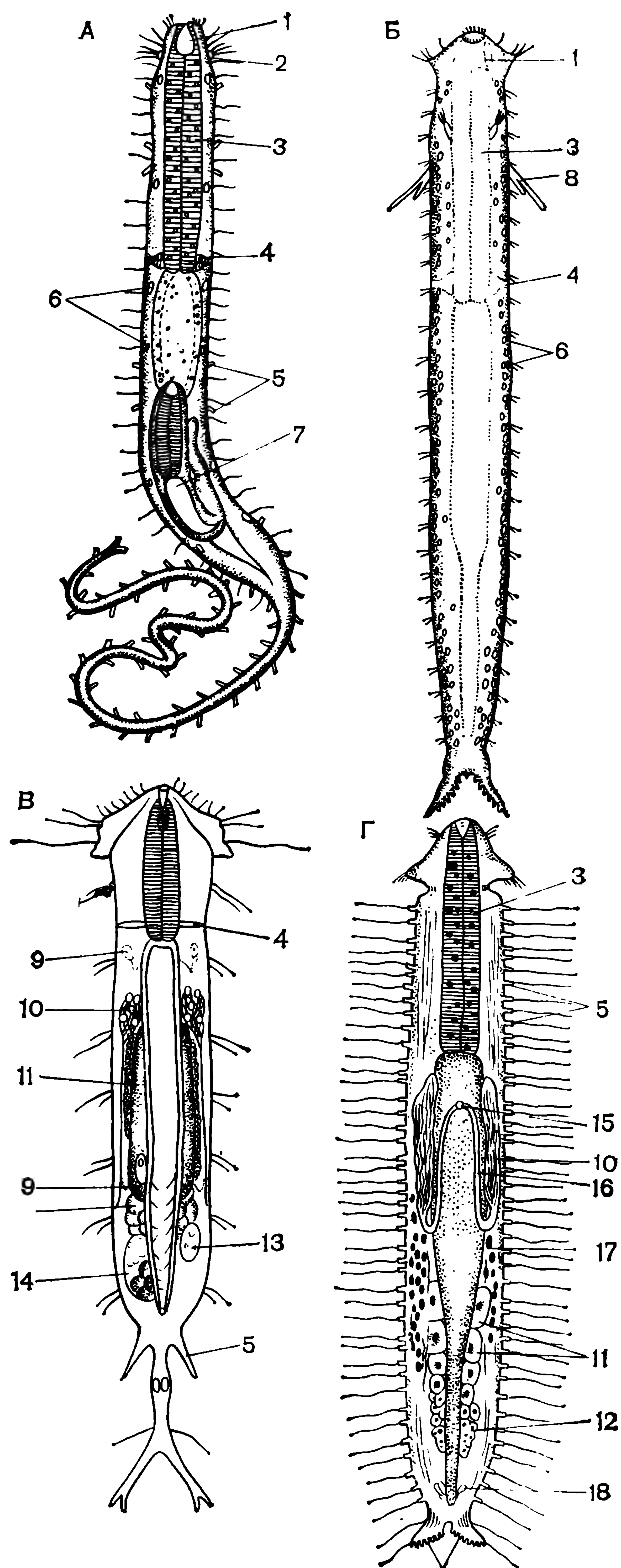


Рис. 262. Морские гастротрихи отряда Macrodasyida:

А — Urodasys viviparus; *Б* — Paraturbanella microptera; *В* — Dendrodasys gracilis; *Г* — Turbanella; *1* — ротовая полость; *2* — боковые чувствительные органы; *3* — глотка (фаринкс); *4* — боковые глоточные поры; *5* — прикрепительные трубочки; *6* — спинные эпидермальные железы; *7* — эмбрион; *8* — боковые ножки (модифицированные прикрепительные трубочки); *9* — протонефридии; *10* — семенники; *11* — яйцо; *12* — яичник; *13* — семенной пузырек; *14* — бурса; *15* — мужское половое отверстие; *16* — семепровод; *17* — желточник; *18* — анальные железы.

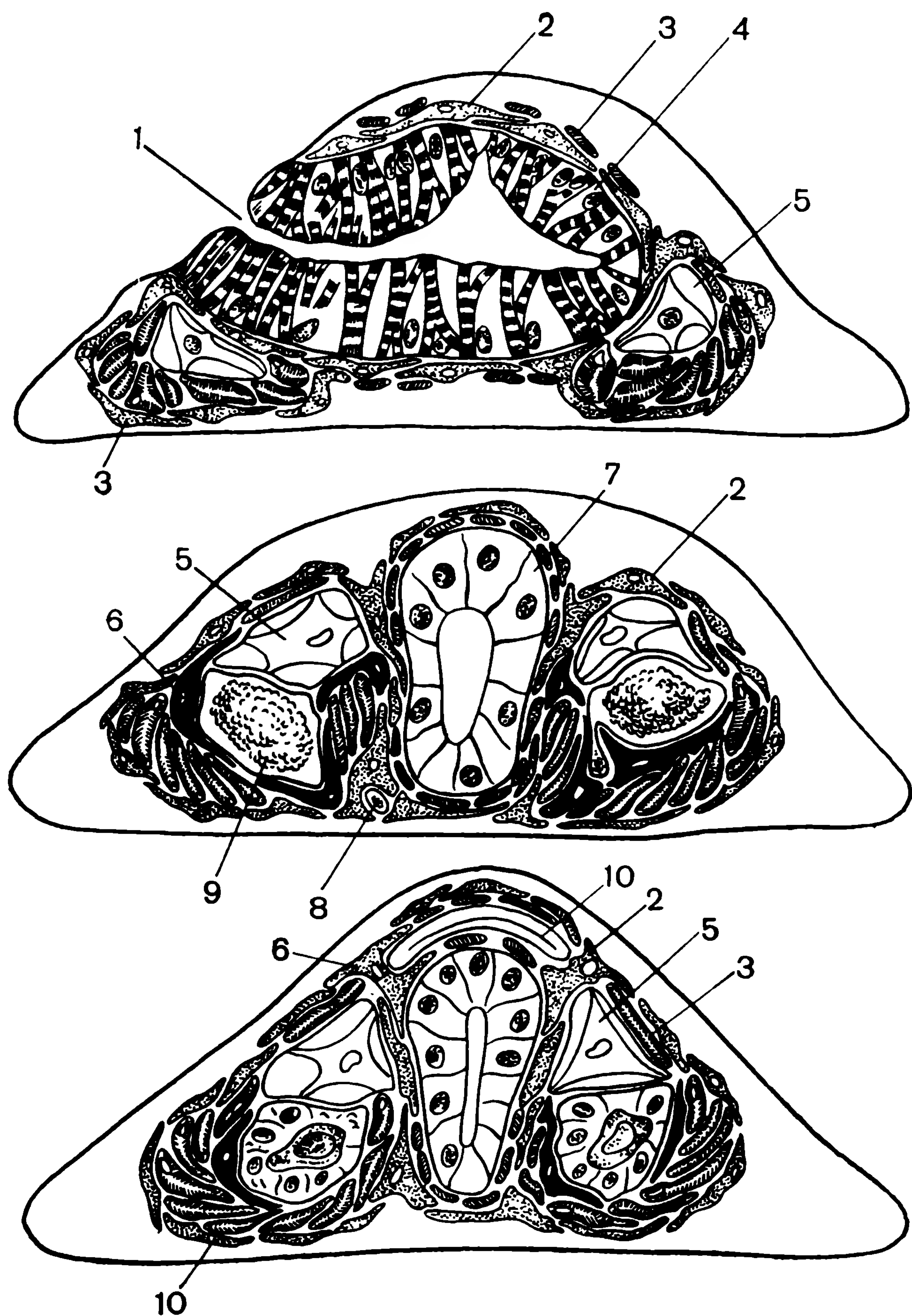


Рис. 263. Внутреннее строение гастротрихи-макродазиды Turbanella cornuta.

Сверху вниз — поперечный срез на уровне глотки и глоточных пор (правая пора, очевидно, не попала на срез из-за того, что его ориентация не строго поперечна); поперечный срез на уровне середины тела в области мужской половой системы; поперечный срез в задней части тела в области женской половой системы; *1* — боковая глоточная пора; *2* — кольцевые мышечные клетки; *3* — продольные мышечные клетки; *4* — глотка (фаринкс); *5* — Y-орган; *6* — обкладочные мезотелиальные клетки; *7* — средняя кишка; *8* — семепровод; *9* — семенник; *10* — яичник.

соответствуют по строению *трохофоре* — плавающей ресничной личинке многощетинковых червей и некоторых моллюсков. В первой половине XX в. наибольший вклад в познание гастротрих сделал крупнейший современный немецкий зоолог А. Ремане, известный, в частности, своими замечательными работами по так называемым интерстициальным животным — микроскопическим обитателям интерстициев — капиллярных пространств между зернами песка на морских пляжах. Монография Ремане до сих пор служит справочным источником по этой группе животных. Наконец, совершенно новый период изучения гастротрих открыли тонкие морфологические работы, сделанные в 1960—1970-х годах с применением электронной микроскопии западноевропейскими и американскими учеными Г. Тойхерт, Е. Руппертом, Р. М. и Г. Е. Ригерами и др. Помимо чисто анатомических, в наше время интенсивно развиваются исследования по экологии и биологии гастротрих, особенно морских литоральных форм; ведь гастротрихи — типичные животные интерстициальной фауны.

Строение. В классе гастротрих два отряда: *хетонотиды* (Chaetonotida) объединяют два пресноводных, два морских и два смешанных семейства; *макродазиды* (Macrodasyida) содержат морские формы (несколько семейств), проникающие изредка и в опресненные воды. Тело гастротрих из отряда Chaetonotida короткое, по очертаниям чаще похоже на бутылку — с шейным перехватом и расширенной задней частью (рис. 261). Гастротрихи Macrodasyida обычно удлиненные равномерной ширины, без перехватов и вздутий (рис. 262). На поперечном срезе тело гастротрих сплющенное, точнее треугольное, с широкой ползательной брюшной стороной (рис. 263). На переднем конце тела рот, на заднем анальное отверстие, слегка смещенное на брюшную сторону. Основной орган передвижения гастротрих — мерцательный эпидермис. Однако сплошного ресничного покрова, как, например, у турбеллярий, у гастротрих нет, локомоторные (движущие) реснички сосредоточены на брюшной стороне тела (отчего этих червей называют еще брюхоресничными). Реснички в примитивном случае представлены сплошным брюшным полем, тянущимся от головы до хвоста, но у многих родов сохраняются только в головном отделе или распадаются на отдельные продольные или поперечные мерцательные полосы и пучки. Интересно, что в одной группе морских гастротрих — хетонотид (Xenotrichulidae) реснички организованы в плотные пучки — цирры, как у инфузорий Hypotricha (рис. 264). Сравнительно недавно обнаружилось, что многие гастротрихи имеют так называемый моноцилиарный, или жгутиковый, эпидермис. Моноцилиарным называют такой эпидермис, где на одну покровную клетку приходится одна-единственная ресничка, называемая в таком случае жгутом. На ультраструктурном уровне жгуты моноцилиарного эпидермиса не отличаются по строению от ресничек более обычного для многоклеточных животных полицилиарного эпидермиса (где на одну клетку приходится много ресничек). Поэтому, строго говоря, разница между двумя типами мерцательных эпидермисов невелика. Однако жгутиковый эпидермис эволюционно более древний. У современных Metazoa, кроме гастротрих, им обладает только трихоплакс (тип Placozoa) — живая модель предка всех многоклеточных, да еще *гнатостомулиды* — оригинальные микроскопические турбелляриеобразные черви.

Все тело гастротрихи покрыто тонкой эластичной кутикулой, причем тончайшая кутикула покрывает и реснички. У многих родов, в первую

очередь у хетонотид, кутикула спинной стороны тела образует разнообразные «украшения» — шипики, часто сложной формы и чешуйки. Чешуйки могут образовывать сплошной покров спинной стороны, причем чешуйки не прижаты непосредственно к эпидермису, а сидят на коротких стебельках, растущих от расширенных чешуевидных оснований. Таким образом, гастротриха имеет два плотных чешуйчатых покрова с пространством между ними (рис. 261).

Чрезвычайно характерны для гастротрих специальные органы — прикрепительные трубочки. У хетонотид они помещаются в хвостовой вилке, у макродазид — сериально по боковым краям тела. Посредством этих органов гастротрихи могут прикрепляться к субстрату, а морские интерстициальные макродазиды даже «шагать» по песчинкам, напоминая способом движения пиявок или гусениц пядениц. Часто у макродазид из трубочки торчит длинный неподвижный жгутик — чувствительный тактильный орган (рис. 262). В таком случае внутри каждой прикрепительной трубочки лежат три клетки: железистая, выделяющая клейкий секрет, которым весь орган крепится к субстрату; чувствительная со жгутиком; поддерживающая, внутри которой имеются два опорных стержня, а также капли секрета, но другого свойства, чем в железистой клетке. Тонкое строение прикрепительной трубочки изучено у макродазиды Turbanella cornuta. Интересно, что подобное соединение чувствительной жгутиковой и железистой клеток характерно для нематод, которые многими зоологами принимаются за филогенетических потомков гастротрих или гастротрихоподобных организмов. Железистая клетка прикрепительной трубочки продуцирует клейкое вещество, а поддерживающая — его растворитель, нужный для открепления трубочки от субстрата. Подобным образом действуют и органы прикрепления — хвостовые железы — примитивных водных свободноживущих нематод. Помимо прикрепительных трубочек, в эпидермисе есть и другие одноклеточные железы разного назначения.

Ротовое отверстие ведет в сильную мускулистую глотку — фаринкс, передняя часть которой нередко расширена в небольшую ротовую полость. Фаринкс состоит из эпителиальных клеток, накрепко соединенных между собой взаимопроникающими отростками. В клетках фаринкса густыми пучками расположены сократимые мышечные волокна — миофибриллы; расположены они настолько густо, что клеточные ядра деформированы (рис. 263). Во внутреннем просвете фаринкса поверхность эпителиальных клеток покрыта продолжающейся внутрь тонкой кутикулой, снаружи фаринкс окружен базальной мембраной. У некоторых родов задняя часть глотки сильно утолщена, вероятно, для усиления работы всего органа. У всех гастротрих внутренний просвет глотки на поперечном срезе треугольный, только в отряде Chaetonotida треугольный просвет сориентирован, как у нематод, основанием к спинной стороне, вершиной к брюшной, а у Macrodasyida, наоборот,— вершиной к спинной стороне, основанием к брюшной. Только у Macrodasyida глотка имеет образование, уникальное для низших беспозвоночных,— пару боковых сквозных каналов с порами, через которые полость глотки сообщается с внешней средой. Через специальный клапан глотка сообщается с кишкой короткой прямой трубкой, образованной одним слоем эпителиальных клеток. Средняя кишка переходит в заднюю кишку, кончающуюся анальным отверстием. Задняя кишка с кутикулярной выстилкой имеется не всегда — наружу может открываться непосредственно средняя кишка (рис. 265). Покровы гастротрих — клеточный или синцитиальный (т. е. без клеточных границ) эпидермис, образующий утолщения по бокам тела с брюшной стороны.

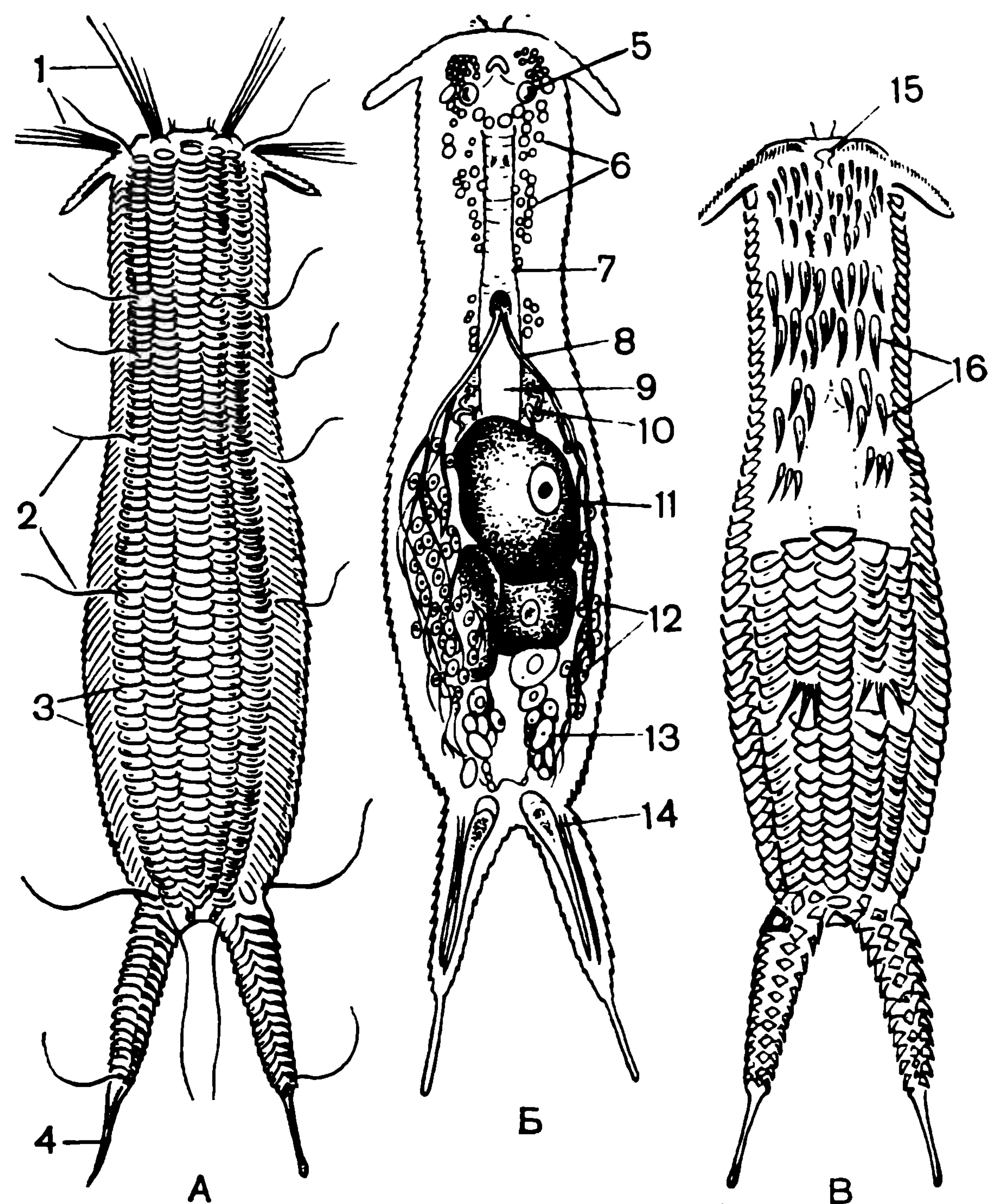


Рис. 264. Организация морской гастротрихи-хетонотиды Heteroxenotrichula squamosa из семейства Xenotrichulidae.

А — вид со спинной стороны: *1* — головные чувствительные жгутики; *2* — туловищные чувствительные жгутики; *3* — кутикулярные чешуйки; *4* — прикрепительные трубочки. *Б* — внутреннее строение: *5* — глазки; *6* — тела нервных клеток мозга; *7* — глотка; *8* — семепровод; *9* — средняя кишка; *10* — протонефридий; *11* — яйцо; *12* — семенники; *13* — овоциты; *14* — клейкие железы прикрепительных трубочек. *В* — вид с брюшной стороны: *15* — ротовое отверстие; *16* — пучки движущих ресничек брюшной стороны (цирры).

Нервная система представлена головным «мозгом», окологлоточным нервным кольцом и двумя

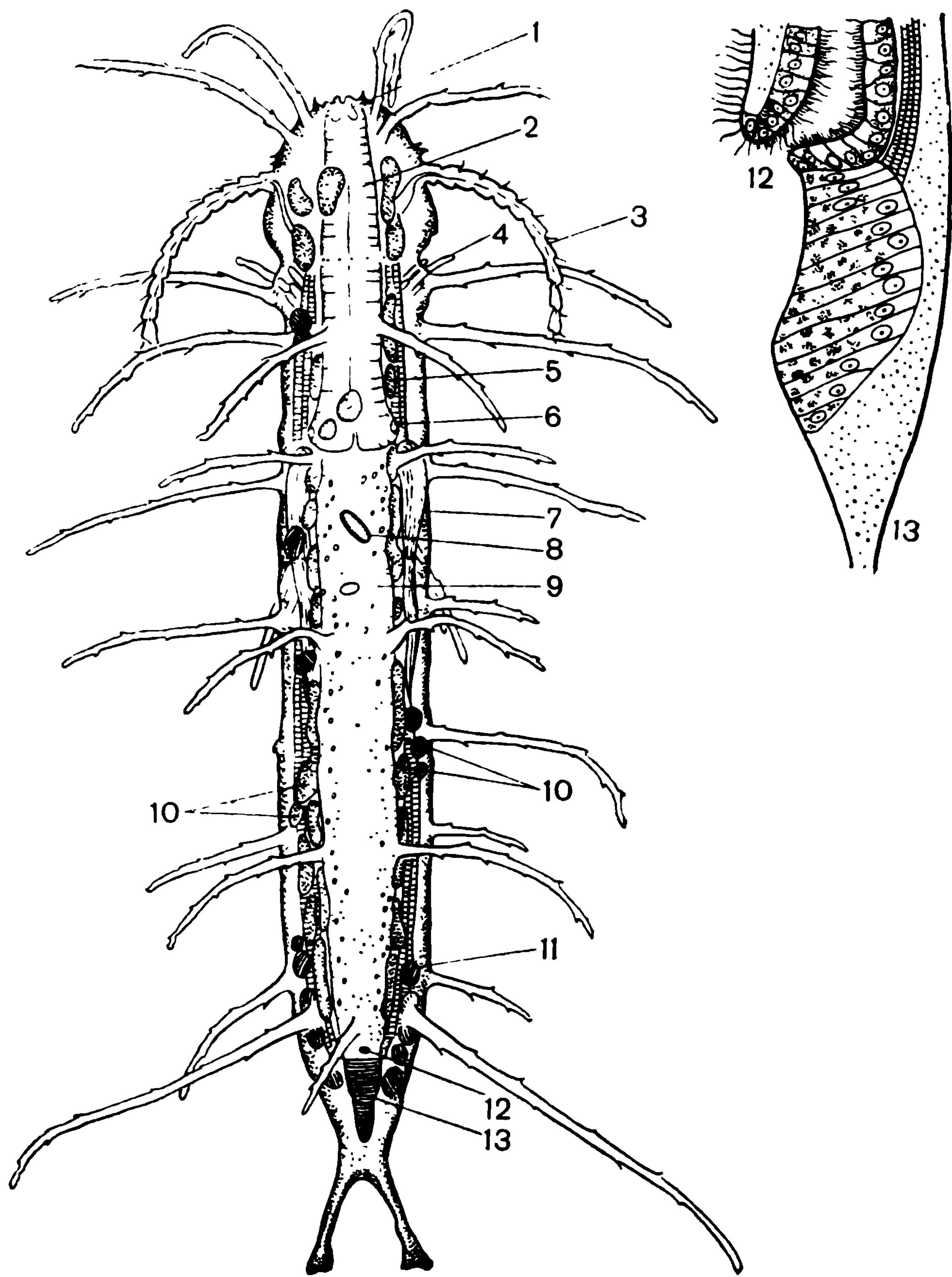


Рис. 265. Организация морской гастротрихи-макродазиды Chordodasys antennatus:

слева — общий вид неполовозрелой особи; *справа* — анальное отверстие и хордоподобный орган сбоку; *1* — ротовая полость; *2* — глотка; *3* — щупальцевидные выросты с чувствительными жгутиками; *4* — прикрепительные трубочки разных модификаций; *5* — продольная мускулатура; *6* — глоточные поры; *7* — семенники; *8* — проглоченные диатомовые водоросли; *9* — средняя кишка; *10* — клетки Y-органа; *11* — эпидермальные железы; *12* — анальное отверстие; *13* — хордоподобный орган.

продольными боковыми нервами, проходящими в боковых утолщениях эпидермиса. «Мозг» гастротрих — масса нейронов, окружающих глотку спереди и сзади от окологлоточного нервного кольца. Специальной клеточной оболочки у «мозга» нет, он окружен чувствительными и эпидермальными клетками. В разных его участках находятся различные типы нейронов: чувствительные, двигательные, ассоциативные и т. д. Окологлоточное кольцо и продольные нервы образованы безъядерными отростками нервных клеток, тел нейронов в них нет или очень мало. Эфферентные волокна связаны с железами и мышечными клетками — последние дают к нервам короткие синаптические отростки. Органы чувств гастротрих разнообразны. Во-первых, это специализированные покровные клетки; на одном, поверхностном конце такой клетки неподвижный чувствительный жгутик, на другом отросток — нейрит, идущий к боковому нерву. Такие тактильные рецепторы есть не только на поверхности тела, но и в просвете глотки. У многих гастротрих описаны глазки, встроенные непосредственно в поверхность «мозга» (рис. 264). Наконец, характерны для гастротрих боковые реснички ямки. Они располагаются позади глазков и, вероятно, являются органами химического чувства — хеморецепторами. Ресничная ямка представляет собой углубление, заполненное слизью, в котором помещаются неподвижные сложноразветвленные жгуты чувствительных клеток, соединенных нейритами с «мозгом».

У гастротрих есть и кольцевая, и продольная мускулатура, однако она не образует такого сильного и равномерного кожно-мышечного мешка, как, например, у турбеллярий. У сравнительно примитивных морских макродазид, например у Turbanella cornuta, кольцевые мышечные клетки образуют два сплошных слоя: обкладку эпидермиса изнутри и обкладку кишки снаружи (рис. 263). Продольные мышцы лежат двумя мощными лентами вдоль боковых сторон тела внутри от кольцевых мышц. У многих макродазид кольцевая мускулатура на отдельных участках редуцируется, а у хетонотид, видимо, совершенно отсутствует. По тонкой структуре мышцы гастротрих можно классифицировать как поперечно-полосатые (глоточные и туловищные) и косо-исчерченные (туловищные). Известно, что способность мышцы к быстрому сокращению связана со сложностью ее строения. Видимо, поэтому глотка, интенсивно работающий орган, имеет поперечно-полосатые волокна. Интересно, что у разных видов Macrodasyida тип туловищной мускулатуры можно связать с образом жизни животных: формы, быстро двигающиеся по поверхности грунта (Dendrodasys gracilis, Paraturbanella dohrni, Dactylopodalia baltica), имеют быстро сокращающиеся поперечно-полосатые мышцы тела, а, например, Turbanella cornuta, живущая в более спокойных условиях интерстициали в глубине грунта, снабжена косо-исчерченной туловищной мускулатурой.

У макродазид семейства *турбанеллид* (Turbanellidae) и, возможно, у некоторых других есть специфическое образование — так называемый Y-орган. В типичном случае он представляет собой два тяжа очень крупных, сильно вакуолизированных клеток по обе стороны от глотки и кишки (рис. 263). Оба тяжа соединяются перемычками спереди, перед «мозгом», и сзади, позади ануса. Видимо, Y-орган — гидроскелет. Дело в том, что у гастротрих нет полости тела — свободного пространства между внутренними органами, заполненного жидкостью под давлением. Опорную функцию полости тела берет на себя Y-орган: у гастротрих эта упругая струна — антагонист продольной мускулатуры. Турбанеллиды, снабженные Y-органом, могут изгибать тело так же,

как это делают нематоды. Гастротрихи, не имеющие Y-органа, например червеобразные Macrodasys, не сгибаются, но зато сильно сокращаются и вытягиваются при движении, очевидно, благодаря кольцевым мышцам. Сравнительно недавно открыта удивительная макродазида Chordodasys, имеющая даже «хорду» — стопку вакуолизированных мышечных клеток, примыкающих к кишечнику сзади в районе анального отверстия (рис. 265). Гистологически этот орган, функция которого не вполне ясна, действительно похож на хорду ланцетника. У гастротрих встречаются и другие хордоподобные образования, имеющие, очевидно, опорную функцию, например вакуолизированный эпидермис Macrodasys или вакуолизированные отростки мышечных клеток Dactylopodalia baltica. Опорными образованиями хетонотид, видимо, служат кутикулярные шипы и чешуйки, образующие в соединении друг с другом жесткий каркас.

Органы осморегуляции и выделения гастротрих — протонефридии — специфические ресничные органы, широко распространенные у низших червей. Основное назначение протонефридия — выводить из тела избыточную воду, которая непрерывно поступает внутрь через покровы червя из внешней среды под действием сил осмоса. Недавно строение протонефридия макродазиды изучено на примере Turbanella cornuta. Начальный элемент протонефридия — жгутиковые клетки циртоциты. Циртоцит имеет двойной цилиндр, в котором непрерывно бьется жгутик. Наружная стенка цилиндра — плазматическая манжета с порами и щелями, внутренняя образована тесно переплетенными фибриллами и поддерживается плазматическими опорами. Внутренняя жидкость проходит через двойной цилиндр, как через двойной фильтр, и биением жгутика направляется внутрь большой коллекторной клетки. В нее открываются несколько циртоцитов. В цитоплазме коллекторной клетки сквозных каналов нет, выделяемая жидкость собирается в вакуоли, которые проходят дополнительную обработку и в конце концов подходят к тому участку, где к коллекторной клетке пристроен канал, образованный единственной выводной клеткой. Биением жгутика, принадлежащего коллекторной клетке, жидкость выводится через этот канал наружу. Протонефридии Chaetonotida устроены несколько иначе и попроще. Казалось бы, именно пресноводные хетонотиды должны иметь мощную протонефридиальную систему — ведь они живут в среде, где концентрация солей резко понижена по сравнению с содержанием солей в теле, тогда как для морских макродазид разница в концентрации растворенных веществ среды и тела невелика. Однако все дело в том, что макродазиды живут не просто в море, а на литорали — прибрежной регулярно осушаемой полосе, где в отлив сильное испарение может вызвать повышение солености, а дождь — сильное распреснение. В такой среде с резко меняющейся соленостью животные не могут обойтись без органов, обеспечивающих солевой гомеостаз их внутренней среды. Как и другие обитатели литорали, макродазиды приспособлены к колебаниям солености, т. е. являются эвригалинными формами.

Размножение. Морские гастротрихи — гермафродиты. Обычно гонады вытянуты вдоль тела справа и слева от кишки. Иногда спереди размещаются два семенника и сзади два яичника, иногда яичник один непарный. В ряде случаев гастротрихи имеют только пару гонад двойственной природы: в передней части гонады делятся и отделяются клетки, которые потом превращаются в сперматозоиды, а в задней части гонады образуются овоциты, далее превращающиеся в яйца. Эпидермальная цельная оболочка гонад не выражена — половые клетки окружены кольцевыми мышцами, клетками Y-органа, единичными мезотелиальными клетками. Протоки половой системы выражены очень слабо. Например, настоящего яйцевода может не быть, в таком случае яйцо выходит наружу непосредственно через разрыв в стенке тела. Чаще всего у гастротрих нет специального копулятивного органа (пениса), что отличает их от турбеллярий, однако оплодотворение тем не менее внутреннее. Оплодотворение совершается с помощью сложного так называемого каудального органа, одна часть которого действует как бурса — приемник спермы, другая как пенис. Для некоторых гастротрих-макродазид описано довольно сложное брачное поведение, включающее «роение» перед спариванием и последовательные этапы собственно спаривания.

Долгое время считали, что пресноводные хетонотиды представлены только самками, размножающимися партеногенетически, подобно коловраткам *бделлоидеям.* Партеногенетические самки откладывают яйца двух родов — субитанные, начинающие развиваться немедленно после откладки, и латентные, с плотной оболочкой, хорошо переносящие высыхание и замораживание. Обычно латентные яйца откладываются в конце лета и развиваются после зимнего периода покоя. Все гастротрихи откладывают небольшое число крупных яиц; особенно велики яйца пресноводных Chaetonotida: по относительному размеру яиц сравнительно с длиной тела эта группа едва ли не первая в животном царстве. Недавно сделано открытие: некоторые пресноводные хетонотиды, например представители рода Chaetonotus, размножаются только в том случае, если в сосуде присутствует не менее двух особей, что само по себе предполагает существование полового процесса. Почти одновременно выяснилось, что

в природе имеются особи-гермафродиты со спермиями; их немного (около 8% популяции), к тому же их относительное количество может резко меняться. Видимо, пресноводные гастротрихи все же обычно размножаются партеногенетически, а гермафродитизм — временное, преходящее состояние.

Распространение. Пресноводных гастротрих можно обнаружить в разных водоемах: в прудах, на дне или на листьях погруженных растений, в выжимках болотного мха-сфагнума, где наряду с гастротрихами во множестве обитают *раковинные амебы*, *инфузории*, *коловратки* Bdelloidea, *нематоды* и *тихоходки*. Хетонотиды семейств Neogosseidae и Dasyditidae ведут полупелагический образ жизни. Они снабжены длинными шипиками, видимо, облегчающими парение в толще воды, а их прикрепительные трубочки редуцированы за ненадобностью. В море живут как Chaetonotida, так и Macrodasyida. Если первые чаще живут на поверхности субстрата (например, грунта), то вторые — типичные обитатели капиллярных пространств между песчинками (интерстициев) на морских пляжах. Макродазиды имеют все особенности интерстициальных животных: длинное червеобразное тело облегчает движение по тесным щелям между зернами песка, сильно развитыми органами прикрепления (прикрепительные клейкие трубочки) гастротрихи надежно приклеиваются к песчинкам. Оплодотворение внутреннее, развитие прямое, без пелагической личинки. Некоторые макродазиды имеют причудливые выросты с чувствительными жгутиками на них, некоторые, например живородящая Urodasys, снабжены длинными хвостами (рис. 262). Несмотря на отсутствие расселительной стадии, многие виды морских интерстициальных гастротрих распространены чрезвычайно широко, заселяя в разных морях и океанах один и тот же биотоп — интерстициаль песчаных пляжей. Нередко на одном пляже обитает много форм гастротрих. В таком случае отдельные виды распределены по пляжу не случайно: каждый вид населяет свою зону литорали по горизонтали и свой диапазон глубин в толще песка; некоторые проникают на глубину нескольких десятков сантиметров под поверхность песка. Так разные виды гастротрих достигают пространственного разобщения и уходят от конкурентной борьбы, что особенно важно для близких видов.

Питание. Питание гастротрих изучено еще плохо. В основном они потребляют бактерий, простейших, одноклеточные водоросли, в том числе диатомовые. Иногда гастротрихи узко приспособлены к питанию каким-нибудь одним объектом. Например, для интерстициальной макродазиды Turbanella cornuta показано, что она живет исключительно за счет одного-единственного вида одноклеточных водорослей — динофлагеллят.

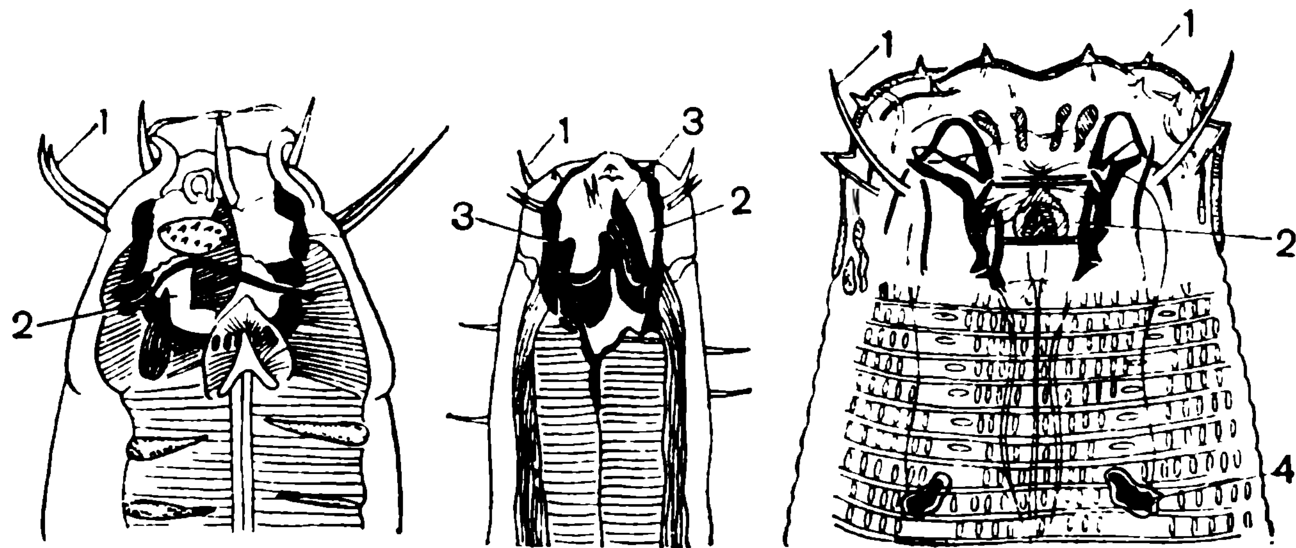
КЛАСС НЕМАТОДЫ, ИЛИ КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATODA)

Нематоды (Nematoda) — наиболее крупный класс немательминтов[1]. Нематоды овладели всеми известными местами обитания. Огромное количество видов свободноживущих нематод заселили дно морей и океанов от Северного до Южного полюса. Они обосновались и в солоноватоводных бассейнах, и в пресноводных водоемах. В дальнейшем нематоды совершили еще один важный шаг исторического развития — проникли в почвенные воды и стали компонентами почвенной фауны. Отметим, что на этом экологическое развитие части групп и остановилось. Для некоторых других групп оказался открытым путь в сапробиотические очаги, где под влиянием сапрофитных бактерий, грибов и других организмов происходит разложение органических остатков животных и растений на более простые растворимые в воде составные части. Поэтому сапробиотические очаги оказались наиболее доступными источниками питания нематод. Так сформировалась богатая видами сапробиотическая группа. Именно она стала источником развития других групп нематод, перешедших к паразитированию у животных и растений.

Строение. Среди нематод имеются как мелкие, так и очень крупные формы. Так, свободножи-

Рис. 266. Головы морских нематод:

1 — тангорецепторы; *2* — ротовая полость; *3* — онхи; *4* — фоторецепторы (глазки).



[1] Некоторые исследователи подразделяют класс Nematoda на ряд самостоятельных классов.

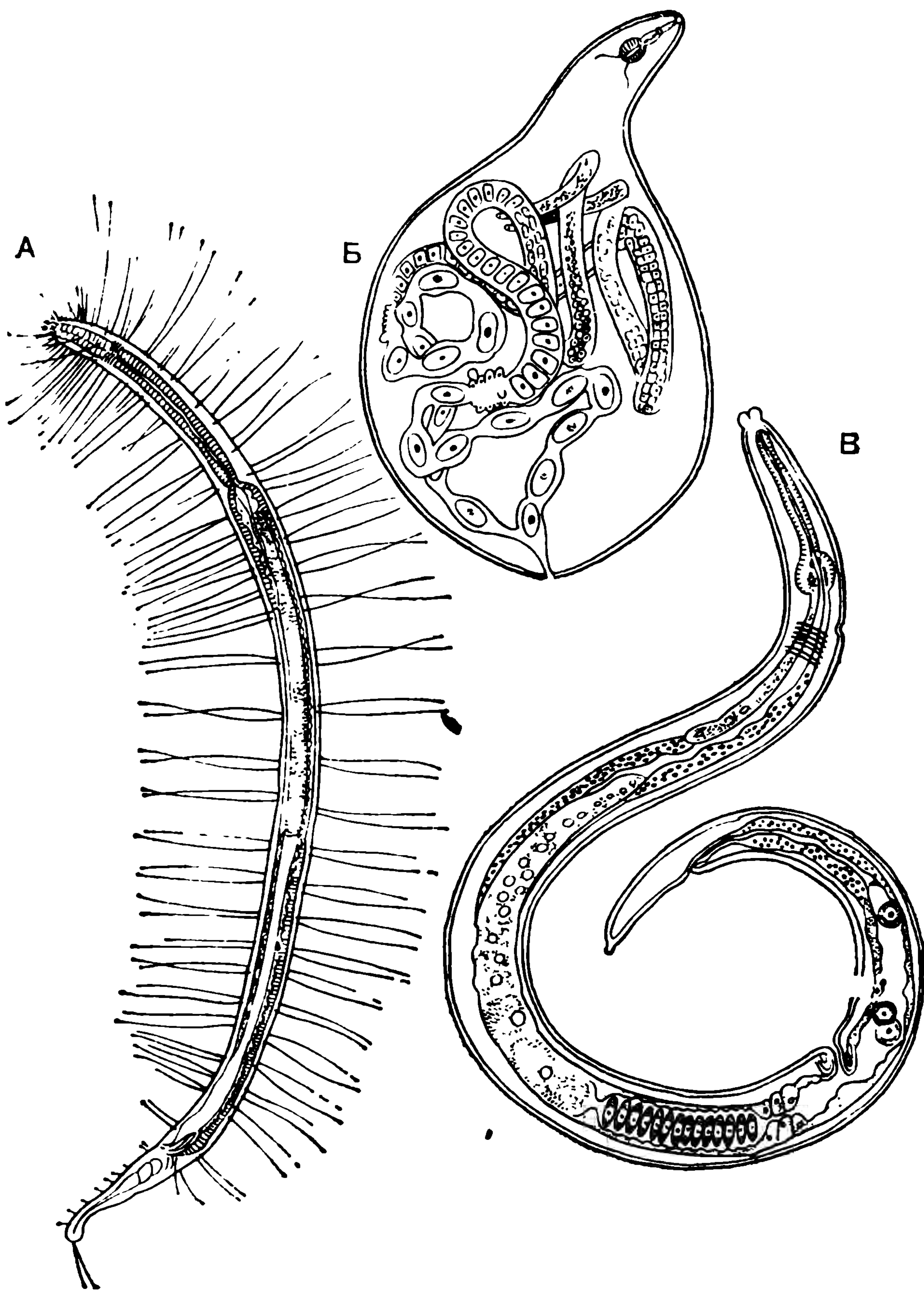


Рис. 267. Внешний вид нематод:

А — свободноживущая морская нематода Steineria mirabilis; *Б* — паразит растений Meloidogyne sp., самка; *В* — паразит растений Aphelenchoides composticola.

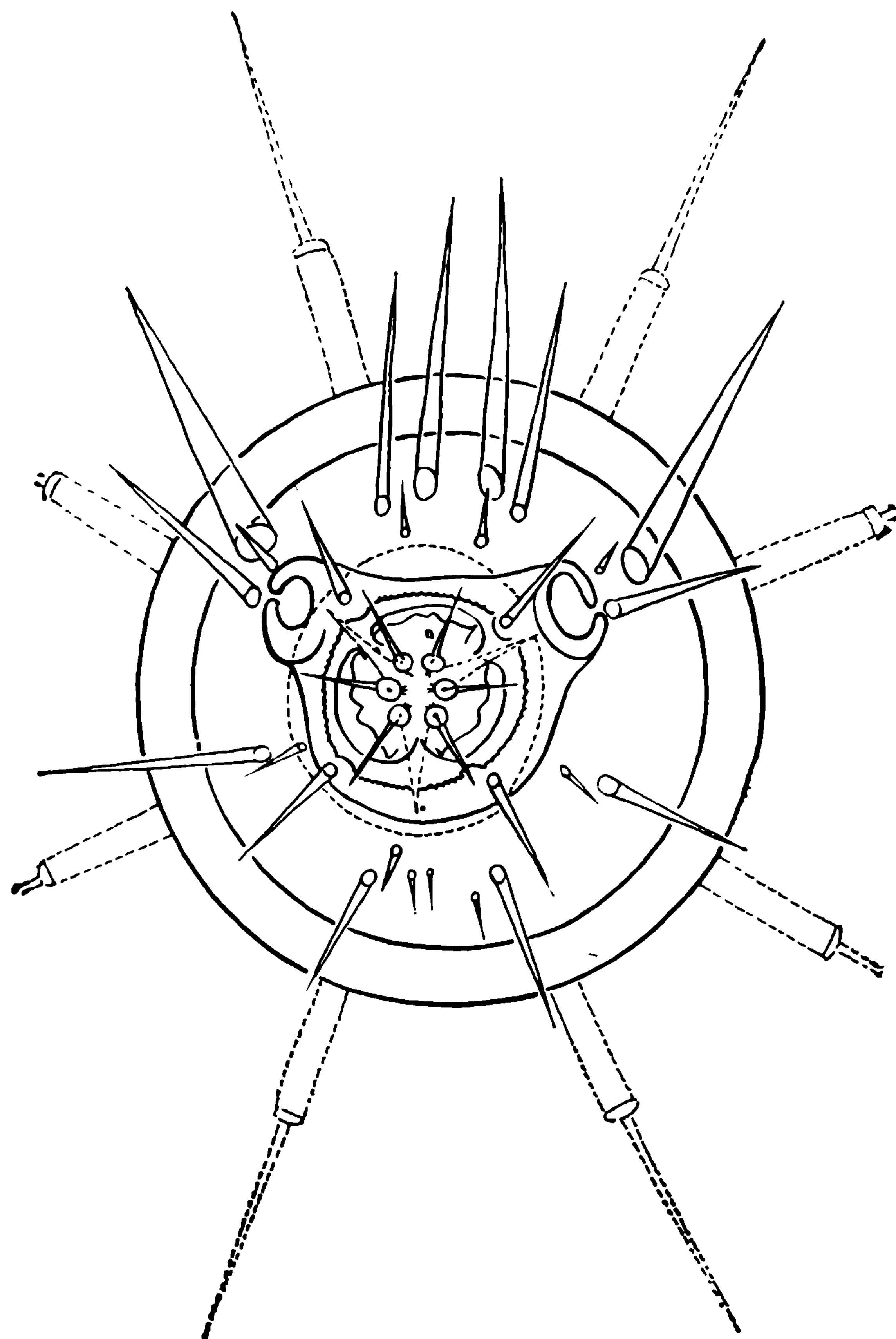


Рис. 268. Голова морской свободноживущей нематоды Tristicochaeta sp.

Обращают на себя внимание сильно развитые рецепторы.

вущая морская нематода Hapalomus minutus имеет длину всего 80 мкм, а большинство свободноживущих нематод достигают в длину 200—400 мкм. В то же время среди нематод имеются настоящие гиганты. Например, самки (у нематод самки всегда длиннее самцов) Dioctophyme renale, паразитирующие в почках собак, волков и других хищных, имеют в длину до 1 м, а самки Placentonema gigantissima, паразитирующие в плаценте кашалотов, достигают в длину 8 м.

Форма тела у нематод обычно веретеновидная, в поперечном сечении круглая. Передний конец тела, как правило, менее сужен, чем задний. Однако многие нематоды, паразитирующие у животных (например, представители родов Capillaria, Mermis, Wuchereria), имеют нитевидную форму тела. Самки ряда видов нематод, паразитирующих у растений (Meloidogyne, Heterodera и др.), имеют грушевидную форму тела, что объясняется чрезмерным развитием их половой системы (рис. 267). Такую же форму тела имеют и самки нематод рода Tetrameres, паразитирующие в железистом желудке птиц.

Форме тела соответствует и типичный способ перемещения свободноживущих нематод в пространстве. Всегда лежа на боку, нематоды изгибаются в спинно-брюшной плоскости и перемещаются по дну водоемов, в тесных водных пленках почвы, в кишечнике и других органах человека и животных, между клетками корней, стеблей, листьев и т. д.

Тело нематод покрыто гибкой, эластичной и прочной многослойной кутикулой. Эта кутикула — производное лежащего под ней слоя кожного эпителия, называемого г и п о д е р м о й. Гиподерма — живая эпителиальная ткань, клеточная или симпластическая, которая выделяет на своей поверхности кутикулу. Последняя может быть гладкой или кольчатой, причем кольца у каждого вида определенного размера и часто несут различные уплотнения — с к л е р о ц и и, имеющие форму точек, линий (палочек), пластин и т. д. Гиподерма очень тонкая. Но по бокам тела, а также вдоль спины и брюха она утолщена, особенно по бокам, где образует правый и левый гиподермальные валики, или «хорды», глубоко

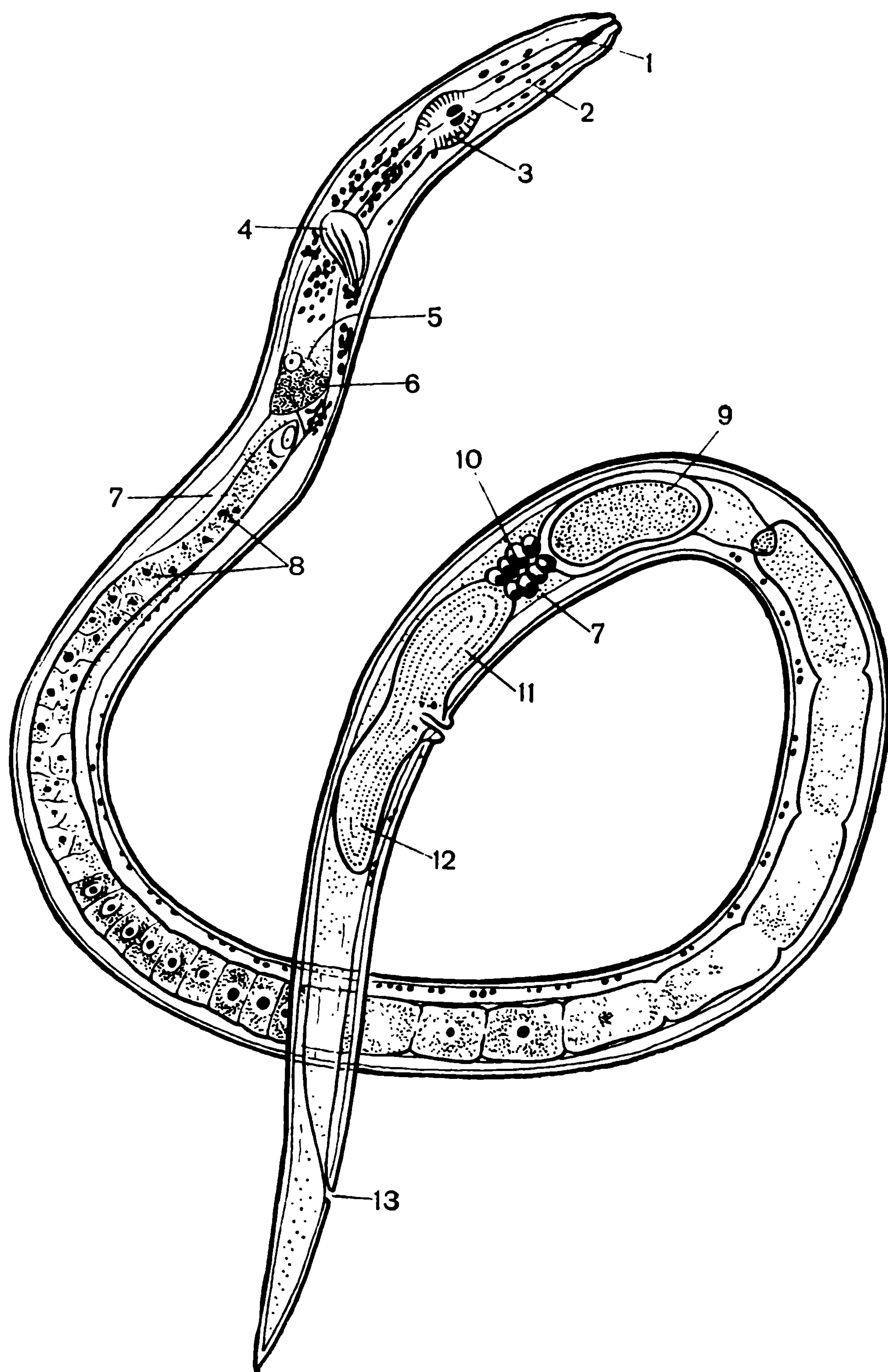


Рис. 269. Луково-чесночный дитиленх (Ditylenchus dispaci):

1 — стилет; *2* — пищевод; *3* — средний бульбус; *4* — нервное кольцо; *5* — экскреторный проток; *6* — железы пищевода; *7* — средняя кишка; *8* — яичник; *9* — яйцо; *10* — преутеральная железа; *11, 12* — передняя и задняя матка; *13* — анальное отверстие.

вдающиеся в первичную полость тела нематод, прерывая слой соматических мышечных клеток. Внутри боковых «хорд» у части нематод лежат правый и левый выделительные каналы. Под гиподермой расположена продольная мускулатура. Однако мышечный слой не сплошной. Он тянется вдоль тела в виде четырех мышечных тяжей — двух спинно-боковых и двух брюшно-боковых, отделенных друг от друга четырьмя упомянутыми «хордами». Мышечные клетки удлинены и всегда расположены в одном направлении, что очень характерно для так называемых поляризованных клеточных компонентов ткани. В этих случаях длинные и перпендикулярные им оси клеток одинаково ориентированы в пределах всего тела. Поэтому все клетки мышц работают согласованно, что повышает их кинетическую энергию.

Головной конец тела нематод снабжен капсулой, опирающейся на внутренний опорный скелет из плотной кутикулы. Головная капсула состоит из двух основных частей — головных бугров и подвижных губ. Но у многих форм губы и головные бугры сливаются в общую головную капсулу. На ней расположены органы осязания — т а н г о р е ц е п т о р ы, имеющие форму либо щетинок (рис. 266, 268), либо сосочков — п а п и л л. На переднем конце головной капсулы, строго посередине и лишь изредка сместившись несколько на брюшную сторону, лежит ротовое отверстие, окруженное губами. На головной капсуле или сзади от нее, или на боковых губах лежат обонятельные ямки — б о к о в ы е   о р г а н ы, или а м ф и д ы, которые являются своеобразными органами химического чувства (хеморецепторами). У некоторых свободноживущих нематод развиты глаза, снабженные у ряда форм линзой и глазным пигментированным бокалом — зеленым, оранжевым, фиолетовым, красным, черным (рис. 266). Иногда вдоль тела торчат щетинки (рис. 267).

Тело нематод четко дифференцировано на три участка. Передний участок несет органы чувств, о которых сказано выше, ему соответствует и передний отрезок кишечника — передняя кишка (рис. 269). На втором участке находятся средняя кишка и половые трубки. Третий — образует хвост, ограниченный на брюшной стороне тела заднепроходной щелью (анусом). Конец хвоста у разных видов имеет различную форму.

Ц е н т р а л ь н а я   н е р в н а я   с и с т е м а (ЦНС) представлена окологлоточными ганглиями (вентральным, дорзальным и парой латеральных, объединяющихся окологлоточным нервным кольцом) и продольными нервными стволами — вентральным и дорзальным (рис. 271). Стволы отходят частично от кольца, а частично от соответствующих им ганглиев и связаны на всем протяжении полукольцевыми комиссурами. Нервное кольцо, состоящее из комплекса нервных волокон и включающее ассоциативные нейроны и небольшие двигательные и чувствительные сплетения, является структурой, объединяющей в функциональном плане головные ганглии. В целом архитектоника ЦНС переднего отдела тела нематод имеет большое сходство с ортогональной нервной системой турбеллярий и гастротрих. В заднем отделе тела к ЦНС относятся вентральный нервный ствол, анальный ганглий (лежащий по ходу вентрального ствола) и истончающийся дорзальный нервный ствол.

П е р и ф е р и ч е с к а я   н е р в н а я   с и с т е м а представлена продольными двигательными и чувствительными нервами, отходящими в подавляющем большинстве от нервного кольца. От передней поверхности нервного кольца отходят тонкие чувствительные папиллярные нервы, которые направляются вперед и вдоль наружной поверх-

ности пищевода и иннервируют головные папиллы. В типичном случае у нематод развито шесть папиллярных нервов, расположенных попарно: субдорзальные, субвентральные и латеральные. Каждый из субдорзальных и субвентральных нервов делится у головного конца на три ветви. Одна из веточек подходит к сосочку внутреннего круга и две — к двум сосочкам наружного круга. Каждая из двух ветвей обоих латеральных папиллярных нервов иннервирует папиллу соответственно внутреннего и наружного рядов. Амфидальные чувствительные нервы берут начало от латеральных головных ганглиев, чаще всего позади нервного кольца, с которым они связаны парной головной комиссурой. Каждый амфидальный нерв оканчивается в амфидальном кармашке, открывающемся наружу амфидальной порой. От задней поверхности нервного кольца ответвляются четыре субмедианных двигательных нерва и пара (у некоторых нематод их две или три) латеральных чувствительных нервов. В переднем отделе тела от латеральных нервов отходят нервные волокна, иннервирующие шейные сосочки. В заднем отделе тела по ходу латеральных нервов располагаются чувствительные люмбальные ганглии (особенно хорошо развиты у самцов), связанные комиссурами с анальным ганглием, и дополнительные ганглии (в подавляющих случаях у самцов), иннервирующие генитальные папиллы. У *рабдития* с люмбальными ганглиями связаны два фазмидальных нерва, периферические отделы которых иннервируют фазмиды. У нематод относительно хорошо развиты с и м п а т и ч е с к и е о т д е л ы нервной системы, имеющие нервные связи с центральными отделами. В частности, к настоящему времени хорошо изучена иннервация глотки, пищевода и ректума, а также различных отделов половой системы самцов и самок нематод.

П и щ е в а р и т е л ь н а я с и с т е м а нематод сложнее, чем у форм предшествующих классов. В подавляющем большинстве случаев у нематод пищеварительная система сквозная, т. е. имеются ротовое и анальное отверстия, и делится на три отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка (по мнению ряда авторов, фаринкс, или глотка) представлена стомой и пищеводом. Стома — это вся система элементов от ротового отверстия до начала трехлучевого просвета пищевода. Стома функционирует как ротовая полость и часто вооружена различными дифференцированными придатками. Различают **н е п о д в и ж н ы е п р и д а т к и**, или **о н х и**, и **п о д в и ж н ы е з у б ы**; у некоторых нематод имеются особо дифференцированные «челюсти», у других — острый с о с у щ и й с т и л е т и, наконец, к о п ь е (рис. 270).

Пищевод способен к перистальтическим движениям, проталкивающим пищу в среднюю кишку. Он имеет сложное строение и состоит из эпителиально-мышечных и эпителиально-опорных клеток и пищеводных желез. Внутренний трехлучевой просвет пищевода выстлан кутикулой различного строения и толщины. С р е д н я я к и ш к а такая же, как у гастротрих. Стенка ее состоит из одного слоя эпителиальных гетерополярных клеток (реже имеет симпластическое строение), расположенных на базальной мембране. Задняя часть кишки переходит в прямую кишку, открывающуюся наружу заднепроходным отверстием.

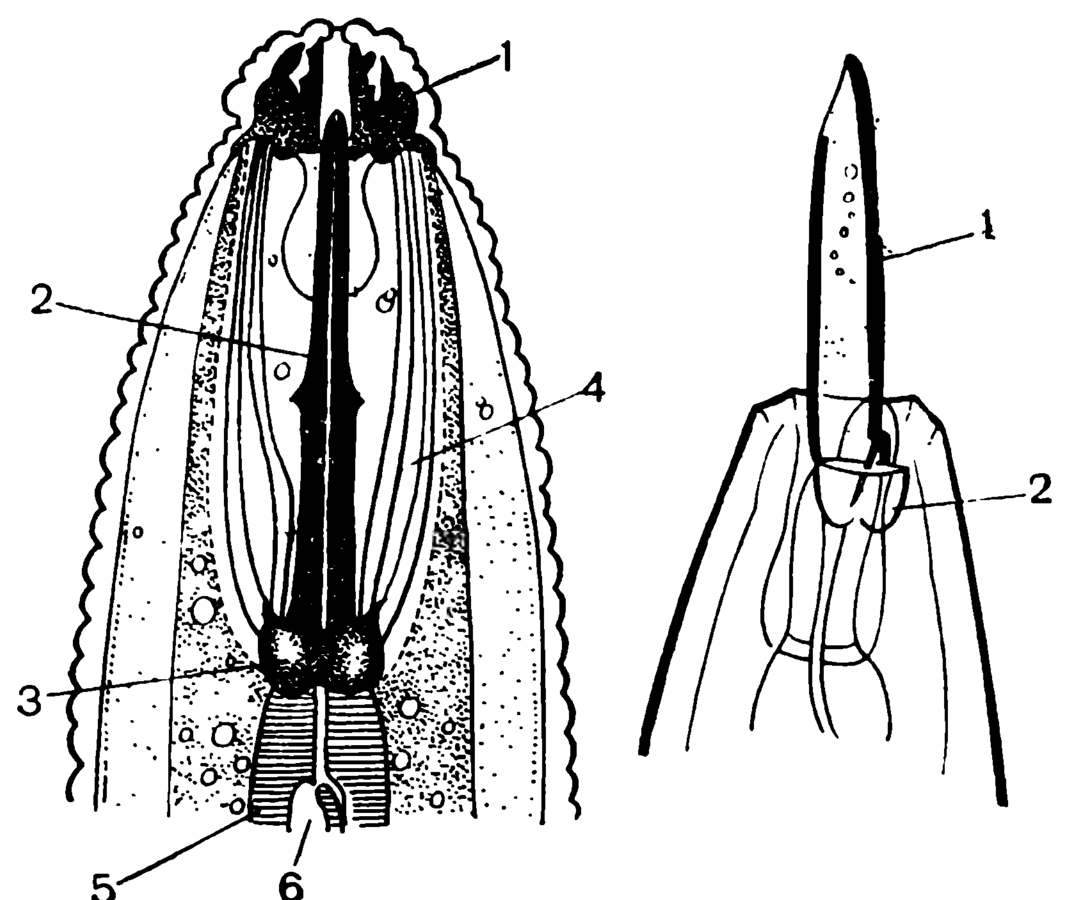
Пищеварение у нематод своеобразное. В пищеводе лежат специальные железы, которые выделяют экскреты, содержащие ферменты. Эти ферменты либо поступают с пищей в среднюю кишку, где пища переваривается, либо выделяются наружу, и тогда возникает своеобразный процесс переваривания пищи в наружной среде, в капле ферментов нематоды, после чего быстро переваренная пища попадает в просвет стомы и пищевода и усваивается в кишке.

В ы д е л и т е л ь н а я с и с т е м а нематод двух типов. У одних форм она состоит лишь из одной шейной железистой клетки, проток которой открывается наружу брюшной порой. У других, кроме этой шейной железы, имеются боковые выделительные каналы. Продукты обмена проникают в полостную жидкость. Здесь они особыми клеточными системами обезвреживаются, диффундируют в шейную железу и выделяются наружу.

Половая система. Нематоды, как правило, раздельнополы. У самцов развиты семенники, семепроводы и семеизвергательный канал. Семенников может быть два или один. Кроме того, у самцов большинства видов имеются специальные совокупительные органы — с п и к у л ы и р у л е к, направляющий их движения. Женские половые органы состоят из яичников, яйцепроводов

Рис. 270. Строение нематод. Стилет и копье.

Слева — эктопаразитическая корневая нематода Hoplolaimus tylenchiformis: *1* — головная капсула; *2* — стилет; *3* — головки стилета; *4* — мышцы-протракторы; *5* — начало пищевода; *6* — место впадения спинной железы пищевода; *справа* — Dorylaimus striatus; *1* — копье; *2* — амфида.



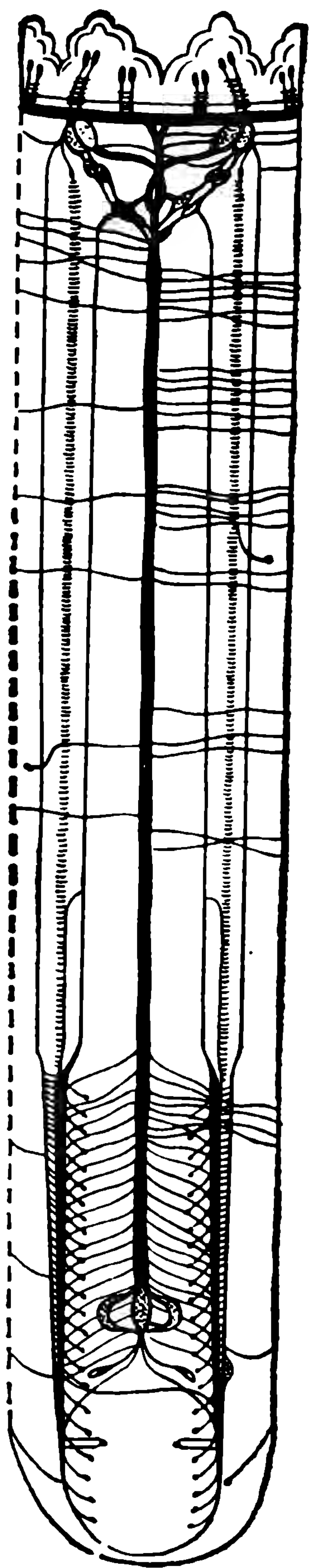
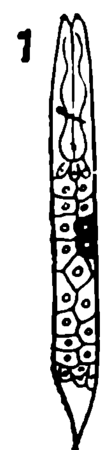
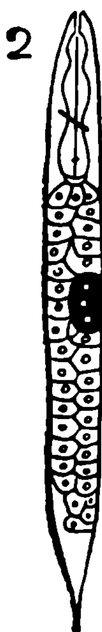
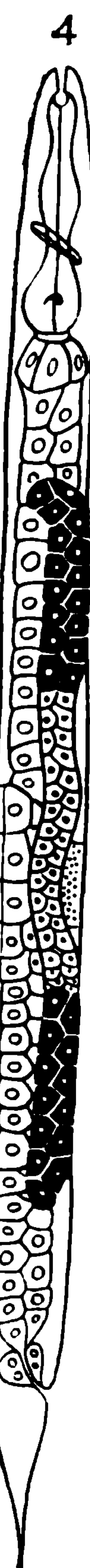


Рис. 271. Схема строения нервной системы нематод.









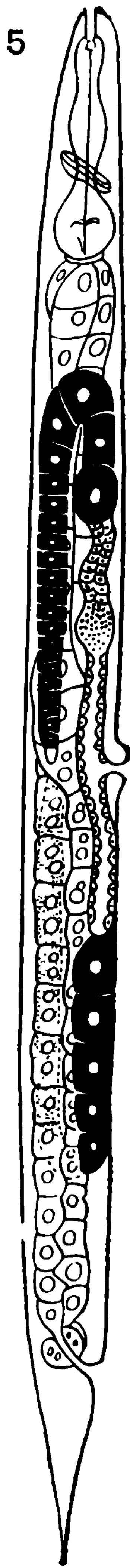


Рис. 272. Онтогенетическое развитие и формообразование у Rhabditis anomala:

1 — личинка первого возраста; *2* — личинка второго возраста; *3* — личинка третьего возраста; *4* — личинка четвертого возраста; *5* — взрослая самка. Черным выделена половая система.

и матки. Женское половое отверстие расположено на брюшной стороне тела. Самцы вводят спикулы в женское половое отверстие и оплодотворяют самок. Спермии нематод не имеют подвижных жгутиков. Они перемещаются амебоидными движениями. В половых путях самок формируются яйца. Они оплодотворяются спермой самцов в женских половых путях, и в частности в особых семеприемниках. Затем оплодотворенные яйца выделяются наружу через женское половое отверстие или же развиваются внутри половых трубок. В этом случае из женского полового отверстия выходят наружу личинки. Яйца нематод заключены в яйцевые оболочки, предохраняющие их от физических повреждений и химических воздействий среды. Личинки четыре раза линяют, после каждой линьки переходя в следующую стадию развития и превращаясь в личинок второго, третьего и четвертого возрастов. Из личинки четвертого возраста развиваются молодые самцы или самки (рис. 272). Очень часто личинки не похожи на взрослые формы, т. е. отмечается развитие с превращением.

Таким образом, организация нематод сходна с организацией гастротрих, киноринх и коловраток. Однако нематоды существенно отличаются от любых представителей этих групп следующими важными признаками: формой тела; способом движения; отсутствием протонефридий; отсутствием в любой системе органов ресничного эпителия и подвижных жгутов в каких бы то ни было клетках; четкой половой дифференцировкой (самцы и самки), несвойственной по крайней мере гастротрихам. Как и у других групп немательминтов, у нематод нет органов дыхания и кровообращения.

Систематика нематод. Нематоды — один из наиболее крупных классов животного царства. К настоящему времени описано около 20 тыс. этих животных, причем более половины описанных видов составляют свободноживущие нематоды — обитатели морей, пресных вод и почвы, более 5 тыс. паразитируют у животных и около 2 тыс. — паразиты растений. Однако общее число видов нематод, населяющих нашу планету, по оценкам различных авторов, составляет от 100 тыс. до 1 млн. Следовательно, не менее 80% видов нематод остаются пока неизвестными науке. Нет другой группы животного царства, в которой было бы столько неописанных видов.

В советской литературе принято подразделение этого класса на три подкласса: *эноплия* (Enoplia), *хромадория* (Chromadoria) и *рабдития* (Rhabditia). Остановимся на некоторых важнейших группах этих подклассов.

ПОДКЛАСС ЭНОПЛИЯ (ENOPLIA)

Большинство видов нематод, включаемых в подкласс *эноплий*, обитают на дне морей, пресных водоемов и в почве. Имеются среди них комменсалы, а также паразиты беспозвоночных и позвоночных животных и растений. Это типичные нематоды с примитивной организацией. Наиболее характерная черта представителей данного подкласса — прогрессивное развитие органов чувств. Головные тангорецепторы представлены щетинками или папиллами и расположены в два (6+10), реже

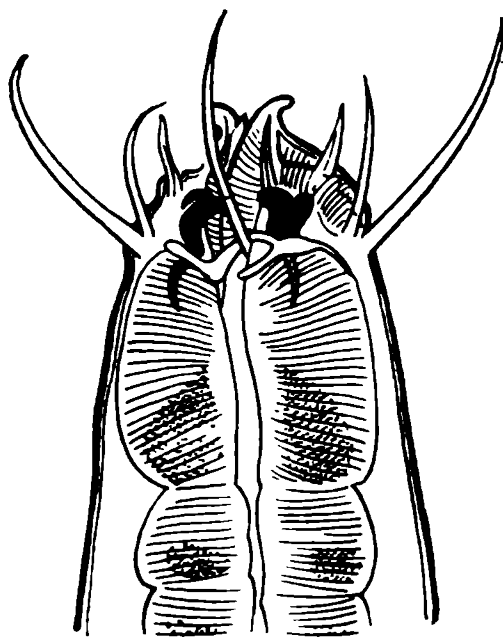
в три (6+6+4) круга. Каждая щетинка состоит из кутикулярного чехла, по оси которого располагается нерв. Развитие тангорецепторов в виде щетинок особенно характерно для *морских эноплий* (рис. 273). Это прямое следствие и приспособление к свободному существованию, в условиях которого подвижная морская нематода сталкивается со многими другими донными беспозвоночными, в том числе и с хищными. Однако длинные щетинковидные рецепторы развиты только на головных буграх, тогда как на губах развит внутренний круг рецепторов, всегда имеющих форму сосочков или очень коротких щетинок. Можно предполагать, что головные рецепторы ориентируют нематоду во внешней среде, губные — в источниках питания.

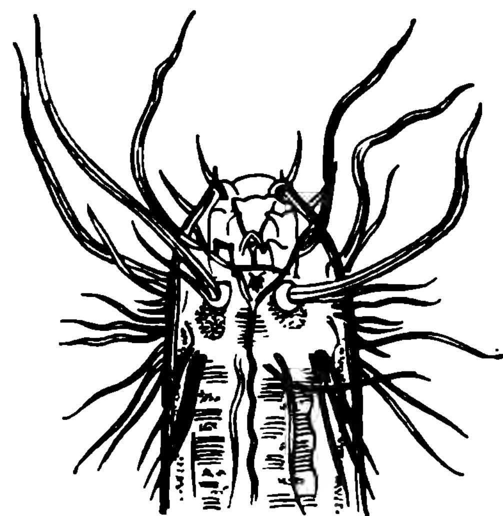
Второе, что обращает на себя внимание, это наличие у свободных эноплий хорошо развитых карманообразных амфид (у Tripyloidina они спиральные, рис. 274). Соматические щетинки обычно многочисленны. У некоторых морских форм имеются также глаза, которые реагируют лишь на свет.

Стома у эноплий многообразна по форме и функциям. Часто она мала и устроена в виде призмы, трубки, бокала и т. д. У многих форм стома вооружена неподвижными острыми придатками. У других форм эти придатки подвижны и тогда называются зубами и челюстями. Пищевод простой. Стенка кишки большей частью состоит из одного слоя крупных многоугольных клеток. Характерный признак эноплий — развитие шейной, или выделительной, железы, представляющей собой осморегуляторно-экскреторный аппарат. Кроме этой железы эноплии имеют кожные или гиподермальные железы с короткими протоками, открывающимися в боковых полях тела наружу. Наконец, большинству эноплий, кроме почвенных и паразитических, присущи лежащие в тканях хвоста три хвостовые железы, открывающиеся наружу тремя каналами, которые впадают в хвостовую выделительную пору на конце хвоста эноплий (рис. 275).

Все названные железы выделяют свои экскреты наружу, поэтому некоторые специалисты рассматривают эти железы как часть выделительной системы.

Половые органы либо парные, либо одинарные. Кутикула эноплий легко проницаема для растворенных в воде солей.





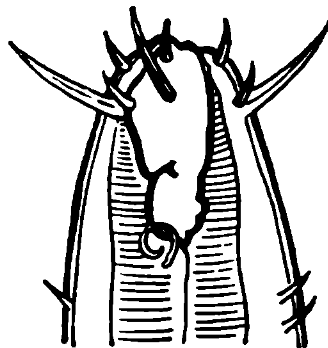


Рис. 273. Органы осязания морских эноплий.

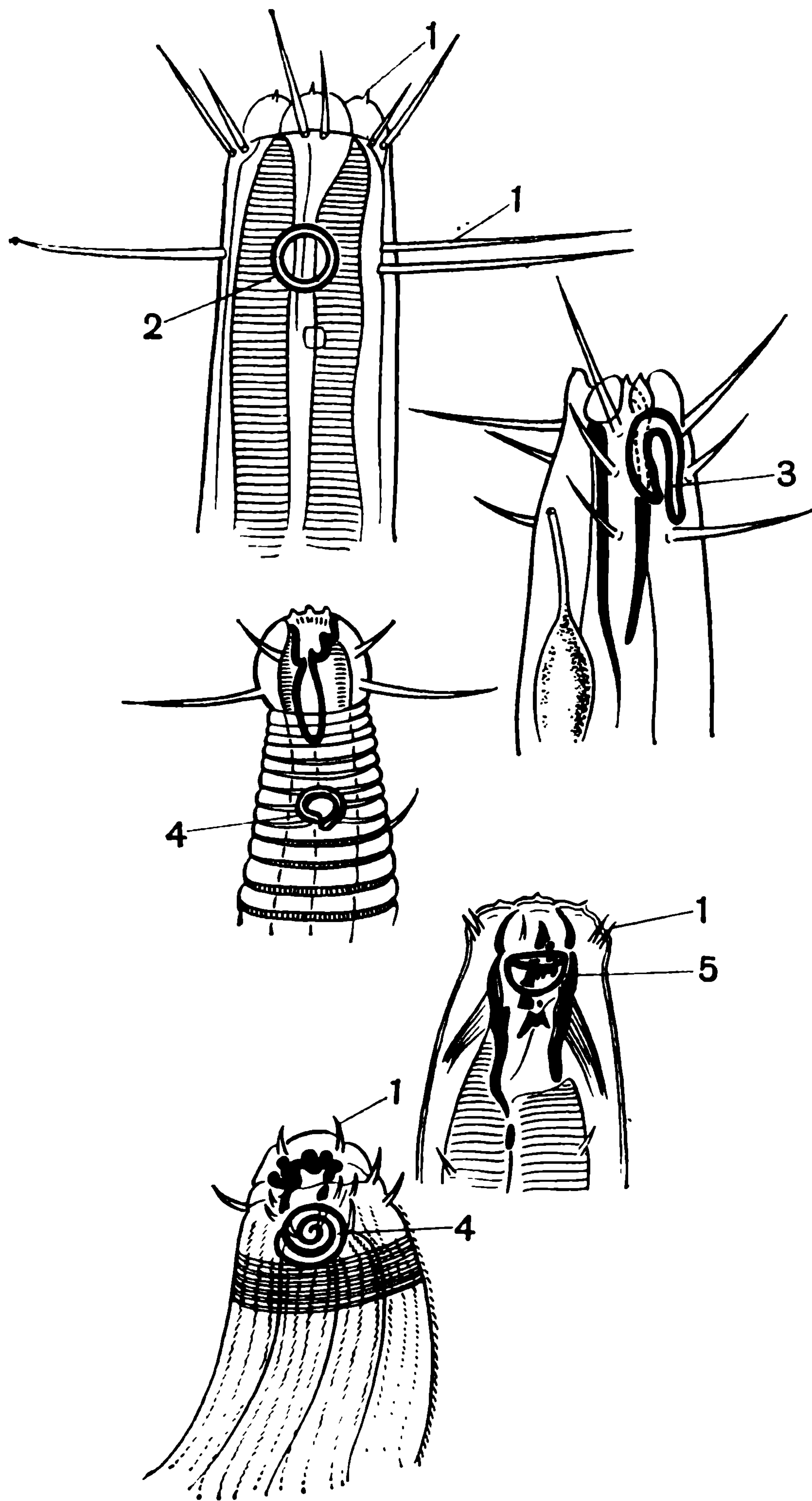
ОТРЯД ЭНОПЛИДЫ (ENOPLIDA)

Кутикула *эноплид* тонкокольчатая; голова несет длинные головные щетинки и губные сосочки. Амфиды карманообразные, реже спиральные. Пищевод снабжен тремя или пятью пищеварительными железами. Гиподермальные железы многочисленны. Многие эноплиды утрачивают головные щетинки, замененные у них сосочками (папиллами). Это особенно типично для почвенных эноплид и паразитических представителей этого отряда.

В морях и океанах эноплид очень много. Большинство из них мелкие формы, другие достигают значительной величины, измеряемой сантиметрами. Морские эноплиды чрезвычайно многообразны. Многие среди них — хищники, вооруженные подвижными зубами, действующими наподобие мощных челюстей (рис. 267).

ОТРЯД ДОРИЛАЙМИДА (DORILAIMIDA)

Нематоды, относящиеся к этому отряду,— хищники или паразиты растений. Ротовая полость у них узкая, редуцированная, вооружена мощным копьем, которое обладает значительной пробивной силой и служит как орудие хищника или как сосущий орган. Копье способно далеко выдвигаться из ротовой полости. Дорилаймида пронзает им оболочки растительных клеток и высасывает соки. Сама нематода остается при этом в почве, и только головной конец погружен в ткань корешка растения. Как правило, эти нематоды живут в более глубоких слоях почвы — ниже и глубже пахотного слоя, достигающего обычно 25 см. Многие из них принадлежат к семейству Longidoridae. Один из представителей этого семейства — Xiphinema americanum — паразитическая нематода, достигающая в длину 3 мм. Основание ее очень длинного копья утолщено, как у всех представителей данного рода, а пищевод на заднем конце заметно расширен. Копье имеет внутренний канал, а вершина его косо срезана. X. americanum, высасывая соки из корневых клеток различных растений, вызывает гнилостный распад растительной ткани и резкое угнетение растения. К этому же отряду принадлежат и оригинальные представители семейства *триходорид* (Trichodoridae). У форм описываемого семейства копье в средней части как бы расщеплено на три части. Очень характерны органы химического



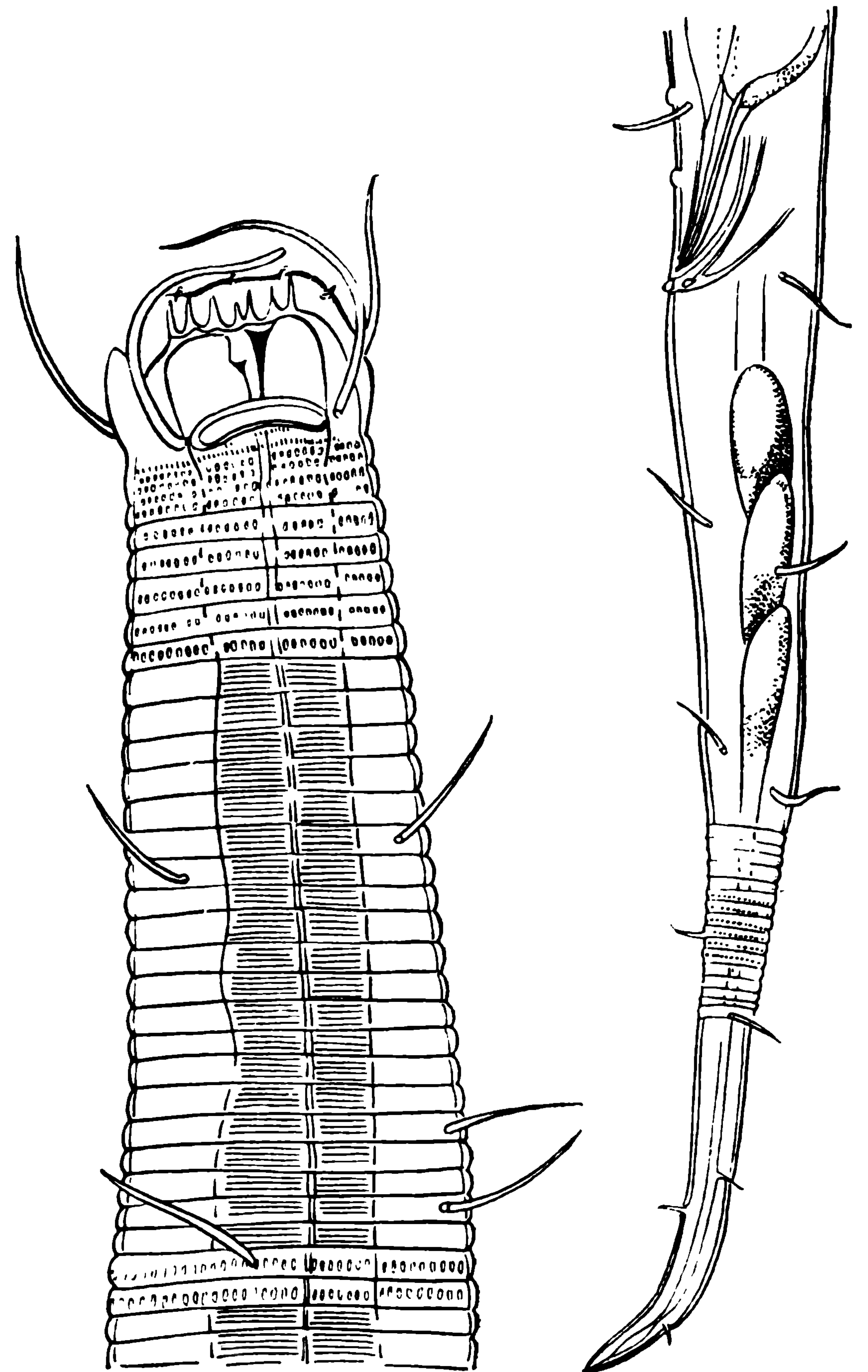


Рис. 275. Chromadorina longisetosa:
слева — передний конец самца, *справа* — задний конец.

Рис. 274. Тангорецепторы и органы химических чувств у представителей морских нематод:
1 — тангорецепторы; органы химических чувств — амфиды: *2* — круглые; *3* — петлеобразные; *4* — спиральные; *5* — карманообразные.

чувства — амфиды: они двуполостные, причем в задней полости расположены «обонятельные нервы», лежащие в ней пучком. Пищевод в задней части резко расширен. В сильно развитых половых трубках формируются крупные яйца. *Триходорусы*, как и *ксифинемы*, вонзают длинное копье в ткани корней, вызывая в корешках растений патогенные процессы; кроме того, длинным копьем они вносят в ткани растений вирусы, вызывая опасные заболевания.

ОТРЯД МОНОНХИДА (MONONCHIDA)

Мононхиды включают в себя свободноживущие почвенные и пресноводные формы. Многие из них — хищники, вооруженные онхами. Рассмотрим одного из хищных представителей рода Mononchus — M. papillatus (рис. 276). Название Mononchus означает в переводе на русский язык «однозуб», поскольку для нематод этого рода характерно наличие крупной сильно кутикуляризованной ротовой полости с одним хорошо развитым онхом. Самки этого вида достигают в длину 1,8 мм, самцы несколько меньше. На голове развиты пирамидальные папиллы, а по бокам головы лежат карманообразные амфиды. Губы также снабжены нервными сосочками. Ротовое отверстие ведет в ротовую полость, в которой торчит направленный острием в глубь стомы большой и острый онх. Довольно длинный пищевод имеет мощную мускулатуру. Просвет пищевода выстлан плотной кутикулой. Средняя кишка емкая, ее стенка состоит из сравнительно крупных полигональных клеток. У самок два яичника. Очень крупные яйца лежат по одному в задней и передней матке. Яичники расположены спереди и сзади от женского полового отверстия. Самцы редки. Живет M. papillatus в почве, это прожорливый хищник. В его кишке нередко можно найти остатки раз-

личных нематод, коловраток и др. Было также обнаружено, что этот мононх способен поедать личинок некоторых нематод, паразитирующих на ценных сельскохозяйственных растениях. Хищничество мононхов так активно, что ученые стали думать о возможности их использования для ограничения численности паразитических нематод растений.

ОТРЯДЫ МАРИМЕРМИТИДА (MARIMERMITHIDA) И МЕРМИТИДА (MERMITHIDA)

Личинки нематод отряда *маримермитид* паразитируют в личиночном состоянии в морских беспозвоночных — иглокожих и приапулидах. Взрослые формы свободноживущие. Головные рецепторы в виде папилл и щетинок, амфиды, как правило, поровидные. Пищеварительная система нормального строения (в этом случае ротовая полость неразвита, пищевод цилиндрический) или редуцирована. У самцов, которые известны лишь для рода Rhaptothyreus, имеется только одна спикула. Таксономическая структура отряда неясна; пока описаны представители около десяти родов.

Значительно лучше изучены представители отряда *мермитида*, паразитирующие в личиночной стадии у членистоногих и реже у других беспозвоночных, обитающих в пресных водах или ведущих наземный образ жизни. Взрослые мермитиды, достигающие в длину до 50 см, ведут свободное существование. У мермитид очень толстая многослойная кутикула, обычно округленная голова, несущая сосочковидные тангорецепторы, и либо конический, либо тупоокругленный хвост. По бокам головы видны большие или средней величины амфиды. Иногда они редуцированы. Посередине головного конца, как у всех нематод, лежит ротовое отверстие, ведущее в пищевод. Паразитическое существование привело к развитию у этих нематод совершенно своеобразной организации средней кишки. У мермитид нет кишечной полости. Кишечник представлен кутикулярной трубкой, стенки которой склеротизированы (уплотнены), причем эта трубка окружена рядами плазматических клеток с крупными ядрами. Клетки заполнены запасными питательными веществами. Заднепроходное отверстие ясно развито только у самцов и служит отверстием, через которое наружу выдвигаются спикулы. Яичники длинные, вершины их светлые, в остальной части темные вследствие накопления в половых клетках (будущих яйцах) значительных количеств желтка. Развившиеся яйца выделяются наружу, в воду или землю.

Очень интересно поведение Mermis во время яйцекладки. Увлажнение земли стимулирует выход самок наружу, на поверхность почвы. Мермитида взбирается, подобно змее, на какую-нибудь травинку, совершая колебательные движения головным концом. При этом червь обращен головным концом к свету. Такая реакция объясняется наличием у мермитид глазков (род Mermis и др.). Результатом освещения лучами солнца является рефлекторное выделение яиц. У Mermis яйца покрыты оболочкой, несущей отростки, которые прилегают к скорлупке яйца, пока оно лежит в матке. При выделении яиц наружу они мгновенно распрямляются и служат тогда приспособлением для прикрепления яйца к субстрату. Насекомые проглатывают яйца вместе с растительной пищей. Попав в насекомое, личинка, вышедшая из яйца, обычно внедряется в полость тела своего хозяина, где эндоосмотически питается через кутикулярные покровы (рис. 277). В дальнейшем личинки покидают тело насекомого и переходят к свободной жизни в почве или воде (в зависимости от вида и рода мермитиды). К этому моменту у них развиваются половые органы.

Мермитиды принадлежат к числу полезных нематод, ограничивающих численность вредных насекомых, и в настоящее время широко изучаются как возможные агенты биологической борьбы с вредителями.

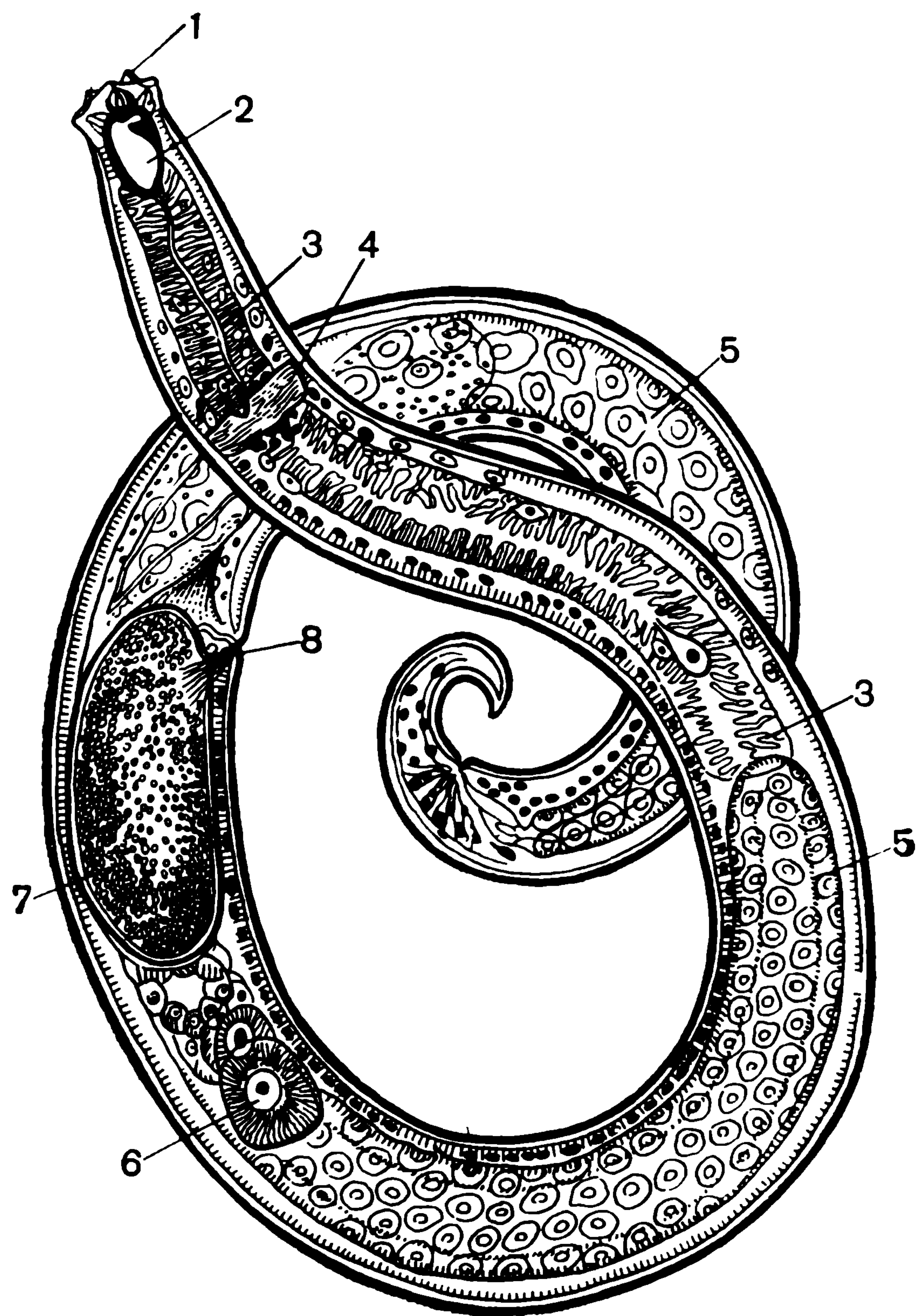


Рис. 276. Мононх (Mononchus papillatus):
1 — папиллы; 2 — ротовая полость с большим онхом; 3 — пищевод; 4 — нервное кольцо; 5 — кишечник с крупными клетками; 6 — яичник; 7 — яйцо; 8 — женское половое отверстие

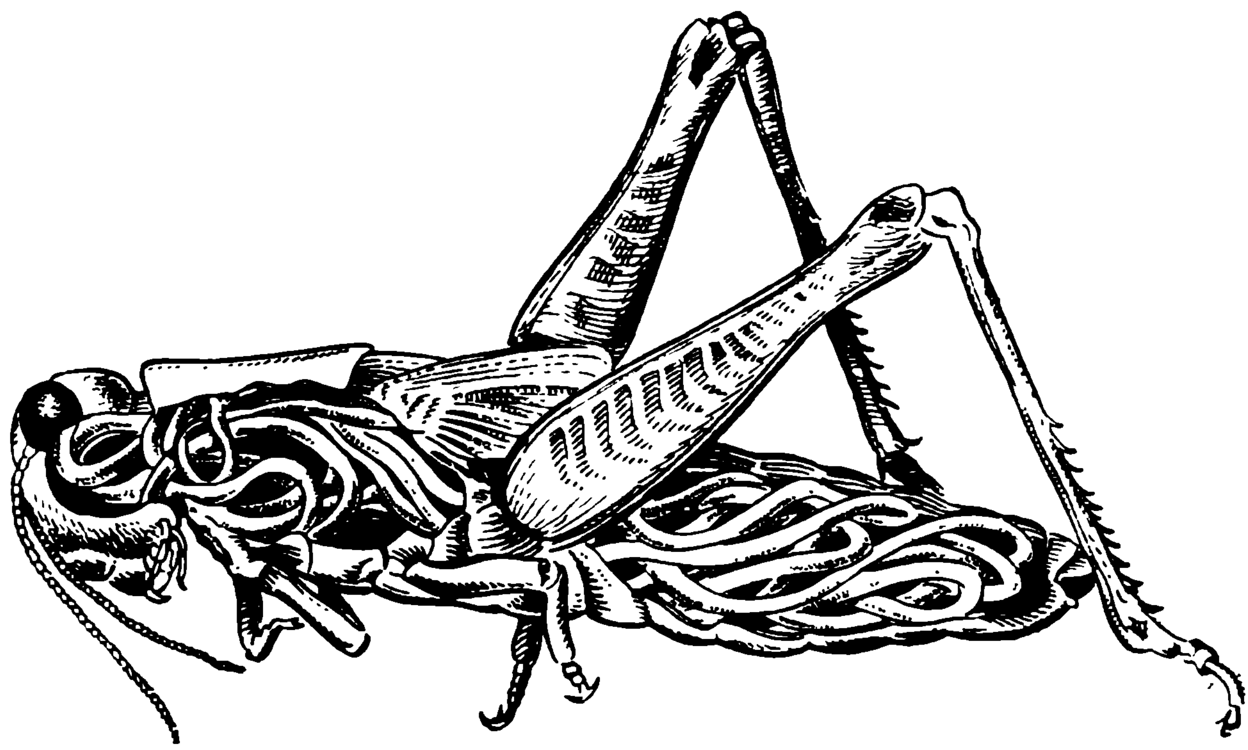
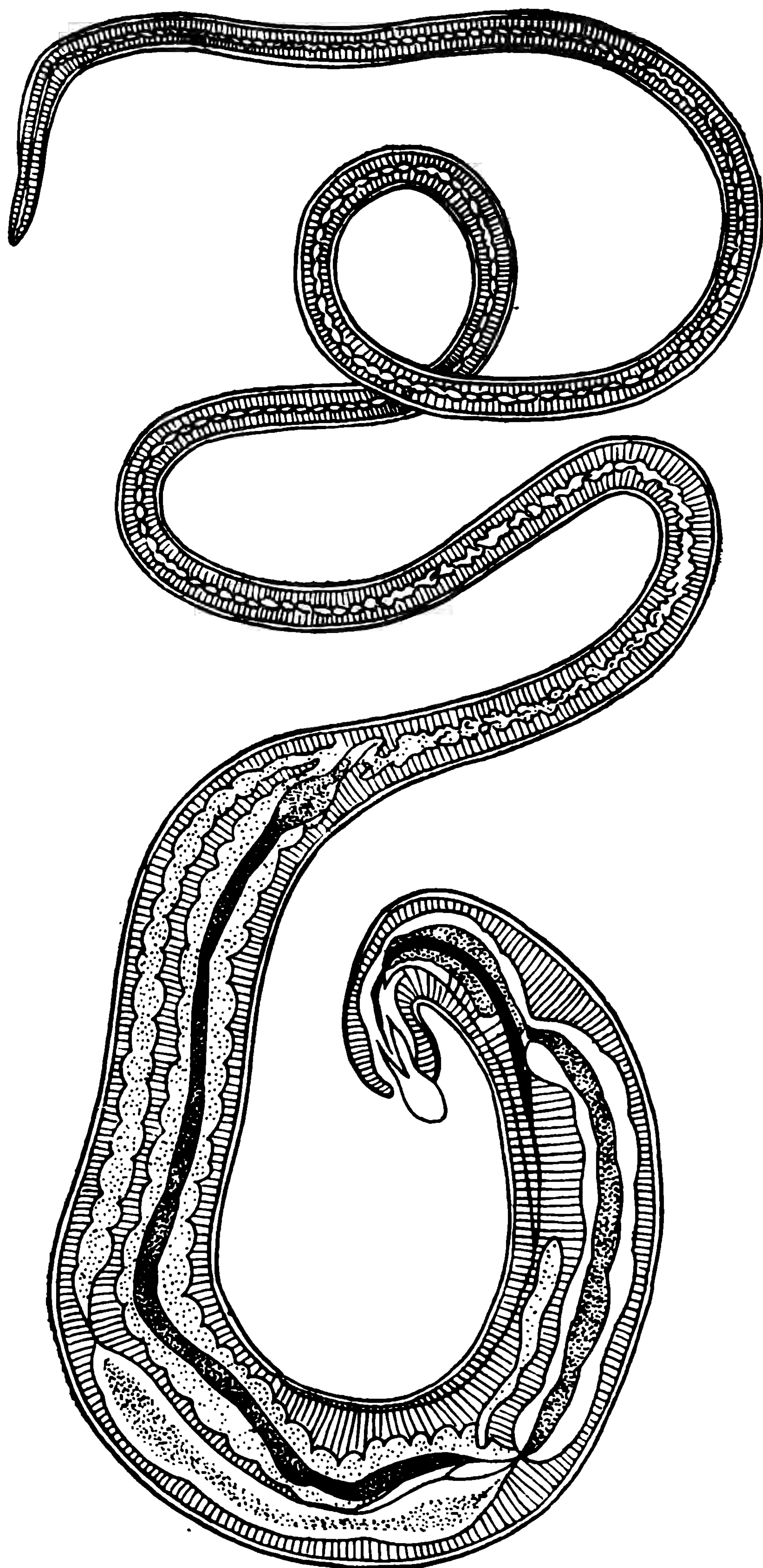


Рис. 277. Нимфа саранчи, инвазированная самкой нематоды Agamermis decaudata.

Рис. 278. Trichocephalus trichiuris.



Рассмотрим эноплий, паразитирующих в органах позвоночных. Очень крупная нематода *свайника-великана* (Dioctophyme renale) паразитирует в почках млекопитающих. Ее развитие протекает со сменой двух хозяев — олигохеты и собаки или других хищных (Carnivora). В яйце, попавшем в благоприятные условия, к которым, в частности, относится достаточная аэрация, развивается личинка первого возраста. Если яйцо будет проглочено олигохетой Lumbriculus variegatus, то из него высвобождается личинка, которая проникает в брюшной кровеносный сосуд олигохеты. Здесь она растет и дважды линяет, становясь личинкой третьей стадии. Такая личинка уже опасна для собаки, т. е. становится способной развиваться (инвазионной) в кишечнике собаки до взрослого паразита.

Собака может проглотить олигохету, пораженную личинкой свайника-великана, например, с водой. В этом случае личинка внедряется в мышечный слой желудка, вызывая образование гематомы вследствие ограниченного кровоизлияния. Через две недели личинка внедряется в печень, перемещаясь в ней и нарушая целостность тканей органа. Наконец паразит линяет в третий раз и в виде личинки четвертого возраста проникает в полость тела млекопитающего. Отсюда она попадает в почку, чаще в правую, предварительно завершив последнюю, четвертую, линьку и превратившись во взрослую нематоду. Паразит вызывает у собаки общее истощение. Находясь в почечной лоханке, он может вызвать кровотечение. Моча в этом случае становится кровавой. Вместе с мочой во внешнюю среду выделяются многочисленные яйца — источник новых заражений.

Представители отряда *трихоцефалид* (Trichocephalida) — опасные паразиты млекопитающих и человека. Наиболее известны формы, относящиеся к семейству трихоцефалид (Trichocephalidae) и роду Trichocephalus. Род содержит ряд видов, паразитирующих в толстой и слепой кишке многих животных: оленей, джейранов, овец, верблюдов, крупного рогатого скота и других млекопитающих. У человека паразитирует один вид — T. trichiuris, в медицинской практике известный под названием *власоглав* (рис. 278). Это наименование связано с тем, что передний конец его тела так тонок, что похож на волос. Задний же конец резко утолщен. Длина самца достигает 30—40 мм, а самки — 35—50 мм. Тонкий участок тела содержит лишь стому и пищевод с 1—2 рядами крупных железистых клеток; мускулатура развита слабо. В задней, более толстой части тела расположены кишечник и половые органы. У самок власоглава только один яичник, у самцов — одна спикула. Самки продуцируют очень типичные яйца, нахождение которых в стуле человека безошибочно указывает на зараженность этой нематодой.

Власоглав паразитирует не в полости толстой кишки человека, а «прошивает» слизистую оболочку, внедряясь в нее головным концом. Такая способность объясняется наличием пищеводных желез, обладающих лизирующей функцией. «Прошивая» ткань, власоглав неизбежно вступает в контакт с кровью хозяина, обеспечивающей не только питание паразита, но и частичное использование им кислорода, связанного с гемоглобином красных кровяных телец крови человека.

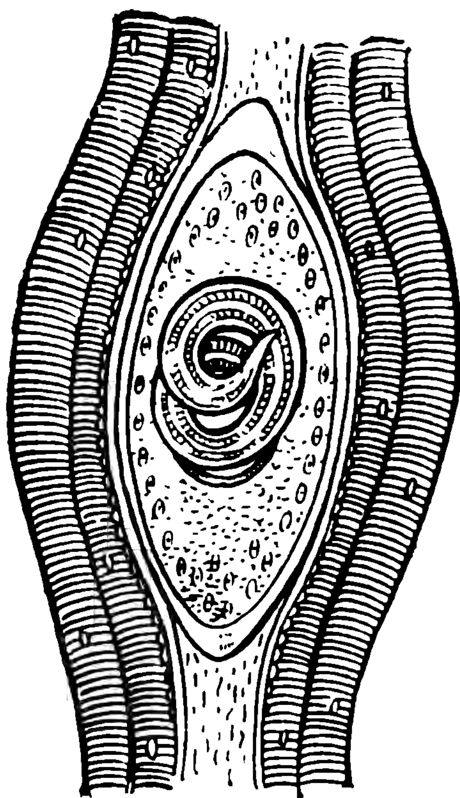


Рис. 279. Трихинелла в мышечной ткани свиньи.

Человек заражается власоглавом при потреблении воды, в которой находятся его яйца. В воде, особенно в теплой, яйца развиваются примерно в течение одного или полутора месяцев. Внутри яиц после истечения этого срока видны личинки, способные жить в яйцевых оболочках в течение нескольких месяцев. После попадания яиц в кишечник из них выходят молодые власоглавы (личинки), развивающиеся во взрослые формы по достижении нормальной локализации, т. е. в толстой кишке. Изгнание власоглава — нелегкая задача именно потому, что он «прошивает» слизистую и прочно удерживается на месте. Он может быть причиной расстройств пищеварения, анемии, нервных явлений.

Много опаснее представитель другого семейства Trichinelidae — *трихинелла* (Trichinella spiralis). Эта нематода достигла очень высокой специализации.

Трихинеллы ни на одной стадии своего развития не выходят во внешнюю среду, что свидетельствует о далеко зашедшей приспособленности к паразитизму.

Человек заражается трихинеллой, как правило, в результате употребления в пищу недостаточно прожаренного и проваренного мяса свиньи, пораженной этим паразитом. Трихинелла сидит в мышечной ткани свиньи в известковых капсулах (рис. 279). Если человек съест кусок мяса с инкапсулированными трихинеллами, то в его желудке капсулы растворяются, освободившиеся трихинеллы внедряются в ткань тонкого кишечника и быстро достигают половозрелости. Уже через 48 ч после внедрения в ткань кишечника самцы оплодотворяют самок, в половых органах которых развиваются яйца и молодые трихинеллы. Потомство одной самки обычно достигает 2000. Молодые трихинеллы выходят из полового отверстия самки и попадают непосредственно в ткани кишечника, где находились и самки. Они мигрируют в лимфатические сосуды стенки тонкого кишечника человека, а затем в кровеносное русло. Период, когда массовые количества личинок трихинелл проникают в кишечную стенку человека, далеко не безразличен для него. В этот период, часто протекающий очень бурно, у человека поднимается температура, развиваются отеки лица и особенно век, изменяется состав крови и т. п. Если трихинелл очень много, болезнь может иметь смертельный исход. Личинки трихинеллы через кровяное русло заносятся, как правило, в наиболее интенсивно работающие мышцы и здесь оседают. Этот период также может сопровождаться болезненными явлениями: болями в мышцах, иногда временными параличами различных групп мышц и др. Затем болезнь затухает. Но человек на многие годы остается носителем трихинелл. В мышцах вокруг паразитов развивается известковая капсула. Эти замурованные трихинеллы в мышцах человека обречены на гибель.

Как уберечься от заражения трихинеллозом? Крысы заражаются, поедая трихинеллозное свиное мясо, свиньи заболевают трихинеллозом, поедая крыс. Поэтому борьба с крысами, их непременное уничтожение в свиноводческих хозяйствах — одно из важнейших противотрихинеллозных мероприятий. На рынках и в магазинах продают окорока и свиное мясо, проверенное на трихинеллоз. Покупка свинины должна проводиться только через государственную торговую сеть или рынки, контролируемые ветеринарно-медицинским пунктом.

ПОДКЛАСС ХРОМАДОРИЯ (CHROMADORIA)

Данный подкласс подразделяется на шесть отрядов. Большинство *хромадорий* — это морские свободноживущие формы, реже — пресноводные и почвенные, еще реже — комменсалы беспозвоночных. Ранее хромадорий помещали в один подкласс с эноплиями.

Обычно хромадории мелкие формы. Многообразие их видов трудно определить. У большей части хромадорий на голове расположены длинные щетинки (рис. 275). Губные органы в виде папилл. В стоме видны «зубы» (подвижные органы) и онхи (неподвижное вооружение). Пищевод обычно с бульбусом на заднем конце. Бульбус чаще имеет внутреннюю полость, не снабженную вооружением. В ткани пищевода лежат три пищеварительные железы. Яичников один или два; чаще один, но бывает и два семенника. У самцов вдоль брюшной стороны тела, перед анусом, нередко развиты

типичные для хромадорий органы, посредством которых самцы ориентируются при совокуплении в положении женского полового отверстия. Спикулы обычно изогнуты и направляются особым опорным органом — р у л ь к о м. В хвосте расположены три хвостовые железы, а на конце хвоста — характерная хвостовая выделительная трубочка (рис. 275). Содержимое желез вытекает в морскую или пресную воду и тотчас застывает в паутинную нить. В этих случаях хромадорида торчит на дне вертикально, прикрепившись к какой-либо песчинке хвостом и помахивая из стороны в сторону стройным телом. Хромадориды часто имеют глаза — черные, красные, рубиновые, оранжевые, фиолетовые и др. Кутикула хромадорид построена очень сложно. Обычно она состоит из правильно повторяющихся колец определенной ширины. Кольца инкрустированы уплотнениями, или склероциями, различной формы. Питаются эти нематоды морскими одноклеточными водорослями, а многие зубастые виды — хищники.

Часть хромадорид в далеком прошлом нашей планеты проникла в пресные воды и на сушу. Среди почвенных хромадорид надо отметить отряд *плектид* (Plectida). Это интересная группа мелких хромадорий, нашедших в почве богатый источник питания — очаги загнивающего органического материала. Здесь под влиянием сапробиотических бактерий и сапрофитных грибов происходят сложные процессы распада нерастворимых органических веществ, входящих в состав остатков корней, лежалых стеблей, мертвых листьев и т. д. Нерастворимые органические вещества под влиянием ферментов бактерий и грибов расщепляются и превращаются в растворимые (в воде) продукты распада белков и в растворимые углеводы (моно- и дисахариды) и другие более простые вещества. Сапробиос всегда содержит также плотные комочки оставшихся обломков растительных тканей. Наконец, в этой среде много сапробиотических бактерий, спор сапрофитных грибов и др. В этой среде плектиды и нашли источники питания. Поэтому и организация этих сапробиотических хромадорий несет черты приспособленности к сапробиотическому существованию. Эти черты приспособленности выражены в организации ротовой полости и пищевода плектид. Ротовая полость имеет форму гладкой воронки или даже цилиндра, в полости которого пищевой комочек без задержки проскальзывает в пищевод. Сильная мускулатура пищевода обеспечивает быстрые глотательные движения. На заднем конце пищевода есть особое утолщение в форме луковицы (бульбуса), снабженного внутренним аппаратом, раздробляющим пищевой комок. Обычно плектиды глотают сапробиотический детрит и все, что в нем содержится: жидкость с растворенными в ней продуктами распада питательных веществ, в том числе бактерий.

Из сказанного видно, что плектиды приспособлены к использованию сапробиотического субстрата — источника их питания. Однако жизнь в этой среде — не единственный источник существования плектид. Об этих маленьких нематодах нельзя сказать, что они узко приспособлены только к сапробиотической среде. Они сделали только первый шаг к освоению сапробиотической среды, но не стали ее непременными обитателями. Их много в почве, вокруг корней, они могут проникать даже внутрь корневой ткани, используя в ней отдельные очажки гнилостного распада живой растительной ткани. Эти нематоды утратили биологические черты своих предков — морских хромадорий, стали почвенными формами, связали свою жизнь с сапробиотическими очагами, но не вошли в сапробиотическую среду как непременные ее обитатели. Плектиды — как бы «временные гости» этой среды, поэтому их не находят в сапробиосе. Однако эти организмы часто встречаются в средах, где сапробиотический процесс находится на начальных и ограниченно выраженных стадиях своего развития.

ПОДКЛАСС РАБДИТИЯ (RHABDITIA)

Данный подкласс, подразделяемый на шесть отрядов, включает свободноживущие сапробиотические и специализированные паразитические формы. Наиболее примитивные нематоды относятся к отрядам Rhabditida и Tylenchida. Можно предполагать, что *рабдитиды* произошли от древних *плектид*.

Приспособленность рабдитид к сапробиотической среде привела к приобретению ими физиологических особенностей, облегчивших переход к существованию в органах животных, прежде всего в их кишечнике. Мысль академика К. И. С к р я б и н а, что проникновение рабдитид в кишечник животных — первый шаг в развитии зоопаразитических рабдитид, абсолютно достоверна. Известен следующий интересный факт. Пчелы садились на пологий берег пруда и лакали воду. С водой они проглотили живых рабдитид, которые не погибли в кишечнике пчел, а жили в нем и даже вызвали у них катаральное воспаление. Рабдитиды повели себя в этом случае как «зачинающие» паразиты. Известны и описаны виды рабдитид, которые были обнаружены у человека и оказались способными существовать в кишечнике, в частности в толстой кишке. Пусть эти формы еще не настоящие паразиты, но, видимо, пребы-

вать некоторое время в толстой кишке человека они в состоянии. Это объясняется тем, что в толстой кишке идут процессы, до некоторой степени сходные с сапробиотическими. Сапробиотические нематоды — корень всего подкласса рабдитий.

ОТРЯД РАБДИТИДА (RHABDITIDA)

Все основные группы сапробиотических нематод, включенные в данный подкласс, принадлежат к отряду Rhabditida. В составе *рабдитид* имеются и специализированные паразиты беспозвоночных и позвоночных.

Один из характерных признаков представителей семейства рабдитид — небольшой размер тела. Длина их около 1 мм, часто и меньше. Эти нематоды имеют веретеновидную форму тела: к голове и хвосту оно обычно сужено, в среднем отделе заметно расширено. Голова, как правило, несет осязательные сосочки — папиллы, а не щетинки, как у плектид. Амфиды всегда расположены на передней плоскости головы, т. е. на губах. Ротовая полость имеет форму удлиненного цилиндра. В глубине ее видны глоточные бугры. В суженной части ротовой полости, лежащей между вдающимися в нее глоточными буграми, у большинства рабдитид есть мелкие онхи.

Ротовая полость гладкостенная и достаточно широкая, чтобы легко пропустить комочек сапробиотического субстрата, который обычно глотают рабдитиды. Пройдя сквозь ротовую полость, комочек пищи попадает в просвет пищевода. Стенки его мускулисты и несут обычно два утолщения — бульбусы: один из них средний, а другой задний. Задний бульбус обладает усиленной мускулатурой и особым внутренним дробильным аппаратом, который раздробляет проглоченный комок пищи.

Половые органы самок хорошо развиты. Оба яичника (бывает и один) содержат большое число зародышевых половых клеток — овогониев, за счет которых формируются яйца. Самцы имеют один семенник, удлиненный семепровод, за которым следует семеизвергательный канал, впадающий в заднюю кишку. В ней же лежат выдвижные совокупительные органы самца — спикулы. Самый замечательный орган самца — хвостовые бурсальные крылья: одно лежит справа, другое слева, начинаясь несколько впереди от хвоста и часто достигая его кончика.

Все перечисленные признаки объясняются тем, что они полностью отвечают основным особенностям сапробиотической среды. Каждый кусочек органического материала, попавший на землю, каждый лист, обрывок стебля становятся местом развития маленького сапробиотического очага, в котором под влиянием бактерий и грибов развивается сапробиотический процесс. Здесь же покоится несколько крохотных личинок рабдитид, покрытых плотной шкуркой. Начало формирования сапробиотического очага становится стимулом к развитию этих личинок. Быстро развиваясь, они превращаются в самок и самцов, и начинается быстротечная, стремительная жизнь. Известны виды рабдитид, весь цикл развития которых (от яйца до взрослой самки) протекает всего за несколько часов. Если маленький сапробиотический очажок просуществовал, скажем, 20 дней, за этот срок в нем перебывает до 10—15 видов рабдитид, которые примерно через каждые 2—3 дня сменяют друг друга. Наблюдая за этими рабдитидами под покровным стеклом, можно заметить, что большинство их находятся в состоянии почти постоянного движения и заглатывают массу пищи, состоящей из мелких частиц сапробиоса: детрита, бактерий, спор грибов. Однако такая пища содержит много воды; концентрация растворенных в ней продуктов расщепления белков, сахаров и других веществ невелика, и рабдитиды должны энергично глотать пищу, чтобы обеспечить себе не только питание, но и «спринтерское» развитие яиц. Поэтому рабдитиды почти непрерывно поглощают пищу и столь же непрерывно двигаются. Даже когда самец осеменяет самку, она все-таки хватает пищу и, извиваясь, движется. Вот почему самцу нужны бурсальные крылья: он прилаживает их плотно к телу самки и выполняет свою жизненную функцию.

Подчиняясь ритму распада органического материала, рабдитиды участвуют в глобальном процессе круговорота веществ. Благодаря бактериям сапробиотической среды и низшим грибам, обладателям мощных ферментов, рабдитиды участвуют в процессах конечной минерализации органического материала, возвращая его почве и становясь тем самым одним из источников новых бесчисленных поколений живых форм.

Значительное разнообразие жизненных циклов наблюдается у *энтомонематод* данного отряда, многие из которых относятся к семейству Rhabditidae. Разнообразие отражает различные пути и ступени специализации нематод к паразитическому образу жизни. В подавляющем большинстве случаев энтомонематоды связаны с хозяином только на личиночных стадиях, а размножение и бо́льшая часть жизненного цикла проходят в различных очагах сапробиотического разложения. Связь этих нематод со свободноживущими предками отражается также в явлении чередования свободноживущих и паразитических генераций и различных способов размножения. В большинстве случаев жизненные циклы нематод синхронизированы с жизненными циклами насекомого-хозяина.

Нематоды рода Parasitorhabditis, встречающиеся у короедов, усачей, долгоносиков, златок (из-

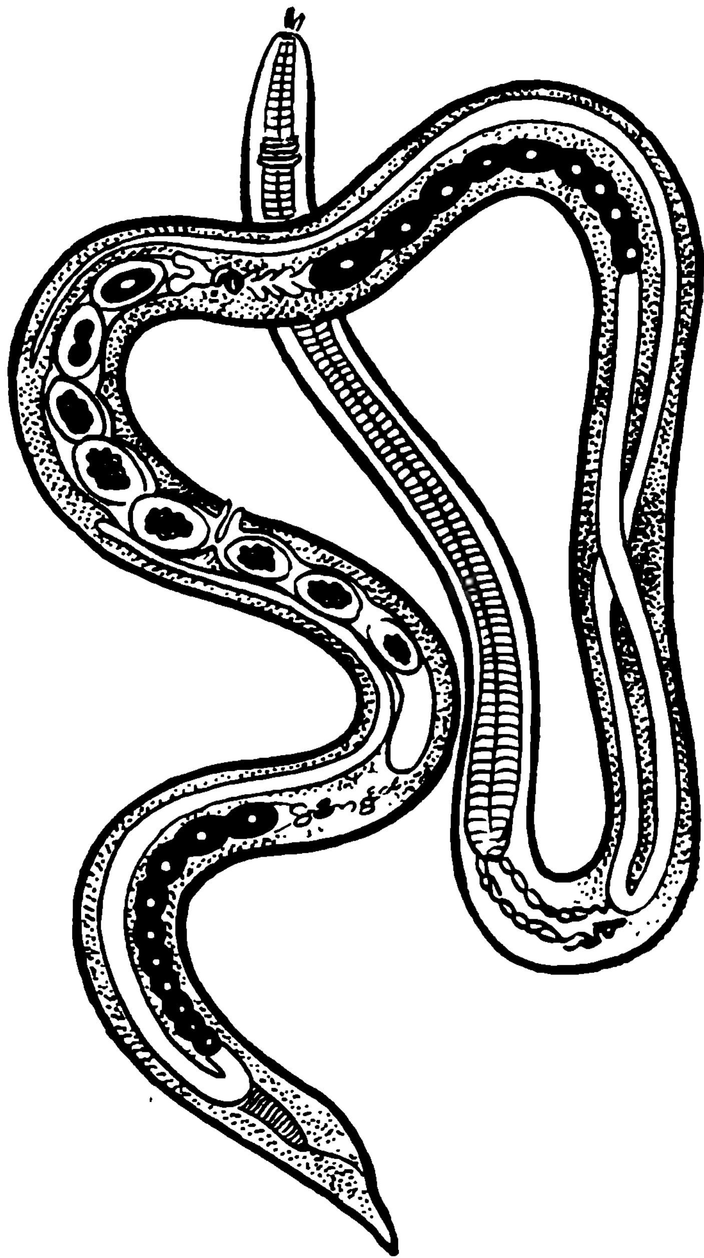


Рис. 280. Strongyloides stercoralis.

вестно около 40 видов), обладают специфичностью в выборе хозяина. Инвазионные личинки *паразиторабдитисов* активно проникают в кишечник или другие органы насекомого-хозяина. Большинство видов паразитируют в кишечнике насекомых и покидают его после второй линьки. Другие виды этого рода достигли более высокой специализации: они проникают в полость тела хозяина (лубоедов), трижды там линяют, значительно увеличиваются в размерах и покидают хозяина через кишечник. По форме тела и характеру движений кишечные паразиторабдитисы сходны со свободноживущими нематодами, а полостные приобретают более «паразитический» облик — толстое тело, медленные движения. Паразитирование в кишечнике вызывает изъязвление его стенок, а при сильном заражении — закупорку кишечника. Полостные паразиторабдитисы снижают репродуктивную способность хозяев вплоть до полной их кастрации.

Как мы уже говорили, рабдитиды характеризуются высокими скоростями онтогенеза. Синхронизация жизненных циклов энтомопаразитических рабдитид и их хозяев достигается за счет задержки развития нематод в период пребывания их в насекомых, что, возможно, регулируется гормональной деятельностью последних. Личинки кишечных паразиторабдитисов могут находиться в латентном состоянии свыше 10 месяцев; все это время они не растут и не развиваются. Синхронизация жизненных циклов обеспечивается также механизмом облигатного или факультативного чередования свободноживущих и частично паразитических генераций, при этом свободноживущая генерация несет еще и функцию более быстрого увеличения численности популяции нематод.

Своеобразные биологические приспособления выработали нематоды семейств Steinernematidae и Heterorhabditidae. Инвазионные личинки этих нематод обитают в почве и являются единственной свободноживущей стадией в жизненном цикле. Они заражают почвенных насекомых перорально или перкутанно и инокулируют в полость тела хозяина патогенную микрофлору. Насекомые в течение 1—2 суток погибают. Быстрое размножение бактерий защищает трупик насекомого от заселения гнилостной микрофлорой и обеспечивает дальнейшее развитие и размножение нематод.

Сходной биологией характеризуются *гетерорабдитисы*, жизненный цикл которых идет, однако, с облигатным чередованием партеногенетической и гамогенетической генераций. Инвазионные личинки, проникая в тело насекомого, инокулируют патогенных бактерий и затем развиваются в гигантских партеногенетических самок, потомство которых представляет собой более мелкую гамогенетическую генерацию. Самки этой генерации продуцируют инвазионных личинок, которые развиваются в теле матери, полностью уничтожая ее внутренности. Наличие партеногенетической генерации обеспечивает успешное развитие гетерорабдитисов в насекомом даже в случае заражения его всего одной личинкой нематод.

Представители семейства Strongyloididae принадлежат либо к гермафродитам, либо к видам, самки которых способны к партеногенетическому размножению. Например, у человека в слизистой оболочке двенадцатиперстной и тонкой кишок могут встречаться в качестве паразитов партеногенетические самки нематоды Strongyloides stercoralis (рис. 280). Она имеет мелкие размеры, длинный тонкий пищевод, а также конический хвост. Женское половое отверстие смещено назад, ближе к анусу. В двух яичниках формируются яйца, которые выделяются наружу. Из яиц могут развиться личинки двух типов. Часть их, оставаясь в почве, линяет и затем превращается в личинок с очень тонким пищеводом. С питьевой водой или через кожу они проникают в организм человека и развиваются вновь в партеногенетических самок. Другие личинки, с рабдитоидным пищеводом, развиваются по типу гетерогонии, т. е. дают самок и самцов, пребывающих в почве. После оплодотворения самки рождают личинок, которые также попадают через рот или через кожу в организм человека. Они проникают в конечном счете в слизистую двенадцатиперстной и тонкой кишок. Сходный цикл развития наблюдается у других представителей рода Strongyloides: у S. papillosus, паразитирующего в кишечнике крупного рогатого скота, S. ransomi — паразита свиней, S. vulpis — паразита лисиц и песцов и др.

Наличие у части личинок рабдитоидного пищевода свидетельствует о филогенетической близости Strongyloididae к рабдитидам. Наличие двух поколений — паразитического и свободноживущего также указывает на близость к свободноживущим рабдитидам. Strongyloididae — один из начальных шагов развития паразитизма в пределах подкласса рабдитий.

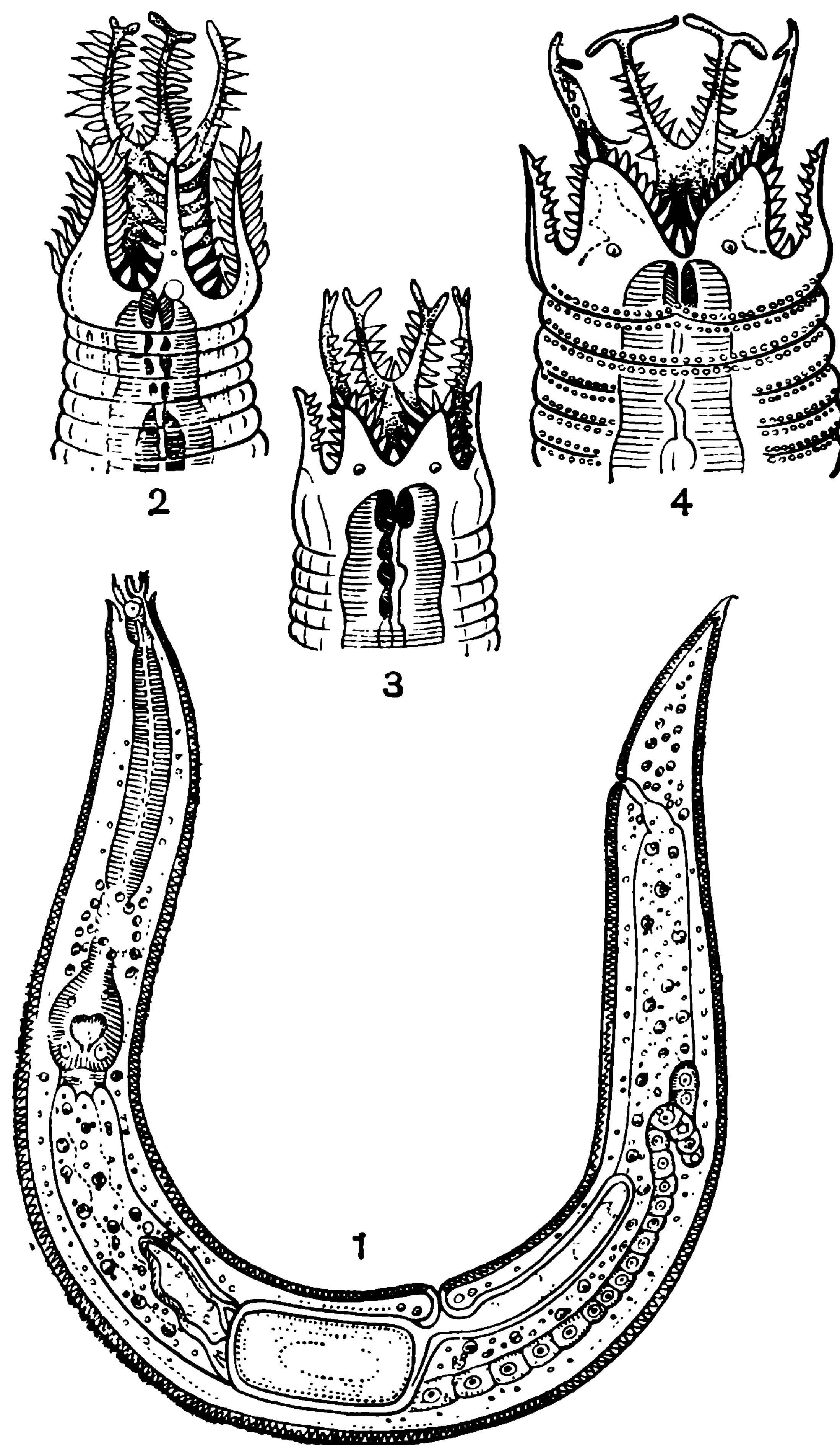
Большой интерес представляет и оригинальная по организации группа почвенных нематод, принадлежащих к семейству Cephalobidae (рис. 281). Их кутикула состоит из крупных колец, нередко украшенных орнаментом. Однако особое внимание привлекает к себе организация головы: она вооружена причудливо разветвляющимися придатками, которые получили название п р о б о л. Проболы образуют сложный аппарат, с помощью которого *цефалобиды* «рвут» разлагающиеся отходы корней, служащие источником питания. Многие из этих нематод способны проникать внутрь корней, поэтому некоторые ученые рассматривают цефалобид как группу нематод, ставших на путь овладения растительной тканью с помощью своего оригинального вооружения.

ОТРЯД ТИЛЕНХИДА (TYLENCHIDA)

Нематоды отряда *тиленхид* обитают в почве и пресноводных водоемах, часть из них приспособилась к паразитированию в растениях и насекомых. Всего в этом отряде насчитывается более 1000 видов, относящихся к 150 родам.

Нематоды, принадлежащие к роду Ditylenchus (сем. Anguinidae), паразитируют у растений (картофеля, земляники, риса, гречихи и др.) и называются с т е б л е в ы м и н е м а т о д а м и. Одна из таких нематод — D. dipsaci поражает главным образом чеснок и лук. Вид D. dipsaci относится к числу политипических, так как представлен большим числом экологических рас, приспособленных к паразитированию на многих растениях (лук, чеснок, фасоль, кормовая свекла, клевер и др.). Для названного вида, как и для других представителей отряда, характерно наличие на головном конце тонкого острого стилета, полого внутри и заостренного спереди (рис. 271). Стилет представляет собой видоизмененные стенки ротовой полости. На заднем конце стилет несет три «головки», к которым прикрепляются три пучка мышц. Противоположные концы мышц связаны с тремя головными базальными перегородками, образующими основание ротовой капсулы. Под действием этих мышц стилет выбрасывается сквозь ротовое отверстие наружу, пробивая тонкие оболочки растительных клеток. Стилет служит, однако, не только как «перфоратор», но и как орган, через внутренний канал которого *дитиленх* всасывает клеточный сок. Пищевод делится на три отдела: корпус, перешеек и кардиальный бульбус. Корпус, в свою очередь, делится на передний отдел, или п р о к о р п у с, и задний — м е т а к о р п у с, расширенный у большинства тиленхид, в том числе у дитиленха лука, в средний бульбус. Последний снабжен мышцами и способен к сократительным движениям, что, собственно, и превращает стилет в сосущий орган. Однако стилет может выполнять свою функцию только в том случае, если его колющий кончик погружен в жидкость с невысокой вязкостью. Значит, мало воткнуть стилет в такую вязкую массу (плазму растительной клетки), надо превратить ее содержимое в продукты, растворимые в воде. Эта функция выполняется ферментами, которые вырабатывают три железы, лежащие в кардиальном бульбусе (рис. 269). Ферменты впрыскиваются в плазму растительной клетки и изменяют все ее содержимое. В частности, вещества белкового происхождения и полисахариды превращаются в более

Рис. 281. Представители почвенных Cephalobidae:
1 — Acrobeles complexus; *2* — голова A. ciliatus; *3* — голова A. ctenocephalus; *4* — голова A. ornatus.



простые растворимые соединения, которые затем всасываются тиленхидами. Следовательно, им присуще внекишечное пищеварение.

Луковая раса D. dipsaci обладает способностью питаться несколько иначе. Эта нематода стилетом нарушает целостность ткани и действует своими ферментами на пектиновые оболочки клеток. Оболочки растворяются, и ткань луковицы подвергается мацерации, т. е. распадается на взаимно не связанные клетки. Содержимое клеток диффундирует наружу, в жижицу, состоящую из воды с растворенными в ней питательными веществами. Таким раствором и питается нематода. Дитиленхи не только питаются, но и размножаются в растительных тканях. Из яиц, отложенных самками, развиваются личинки. Еще в яйце личинки линяют, а выйдя из яиц, обитают в мацерированной ткани вместе со взрослыми нематодами. Затем личинки еще трижды линяют и превращаются во взрослую форму. Все развитие протекает приблизительно 10—12 дней. Темп развития достаточно быстрый для того, чтобы из 250 яиц, которые дает одна самка за свою жизнь, развилось многочисленное потомство. Все потомки — и в этом характерная черта дитиленхов — не покидают луковицу, в которой началось развитие. После сапробиотического распада растительной ткани дитиленхи выходят в почву и заражают здоровые растения.

Среди тиленхид известны и еще более опасные вредители растений, принадлежащие к семейству *галловых нематод* — Meloidogynidae. Суженный и несколько вытянутый передний конец тела самок несет небольшую головную капсулу, вооруженную стилетом. Во вздутой задней части лежат огромный кишечник и две длинные половые трубки, производящие свыше тысячи яиц за двухмесячное существование самки. По выходе из яйцевых оболочек личинки попадают в почву и проникают в корни многих видов растений. Обычно личинки внедряются в корешок вблизи от чехлика, продвигаются дальше и затем оседают, повернувшись головным концом к сосудистому пучку корня. С этого момента личинки становятся сидяче-прикрепленными животными. По мере развития диаметр тела личинки увеличивается и она превращается во вздутую взрослую самку. Самцы появляются редко и преимущественно при ухудшении условий существования.

Пока идет развитие нематод, под влиянием их ферментов происходят изменения физиологического состояния клеточных элементов корневой ткани, примыкающих к головному концу личинки. Клетки увеличиваются в размерах и теряют способность делиться, несмотря на то, что их ядро неоднократно делится. Вследствие этого возникают многоядерные крупные (гигантские) клетки. Параллельно идет прогрессивное разрастание клеток, окружающих нематоду, и развитие корневой опухоли, имеющей округлую форму и известной под названием галла (отсюда и название «галловые нематоды»). Такие галлы, как бисер, усеивают корешки, пораженные галловой нематодой. К началу откладки яиц из анальных желез самки начинает выделяться фиброзная масса, которая увеличивается по мере выделений все новых порций. Когда вся область женского полового отверстия покроется фиброзной массой, в нее начинают выделяться яйца. Таким образом, образуется как бы сумка с яйцами, или оотека.

Судьба личинок, вышедших из яиц, может быть различной. Часть личинок, ближайших к внешней поверхности галла, уходит в почву и заражает новые растения. Другие оседают в галле или поражают близкие к нему здоровые участки корня. Поэтому галлы постепенно увеличиваются. Возникает сложный галл (сингалл), который может достигать 2—3 см в диаметре. Постепенно в галлах начинаются процессы некроза — реакция растений на пребывание паразитов в корневой системе. Эти процессы привлекают почвенных гнилостных бактерий. Вслед за бактериями в загнивающий галл проникают уже известные нам сапробиотические рабдитиды. В итоге разрушаются и галл, и участки пораженной корневой системы. Растение либо угнетено, либо гибнет.

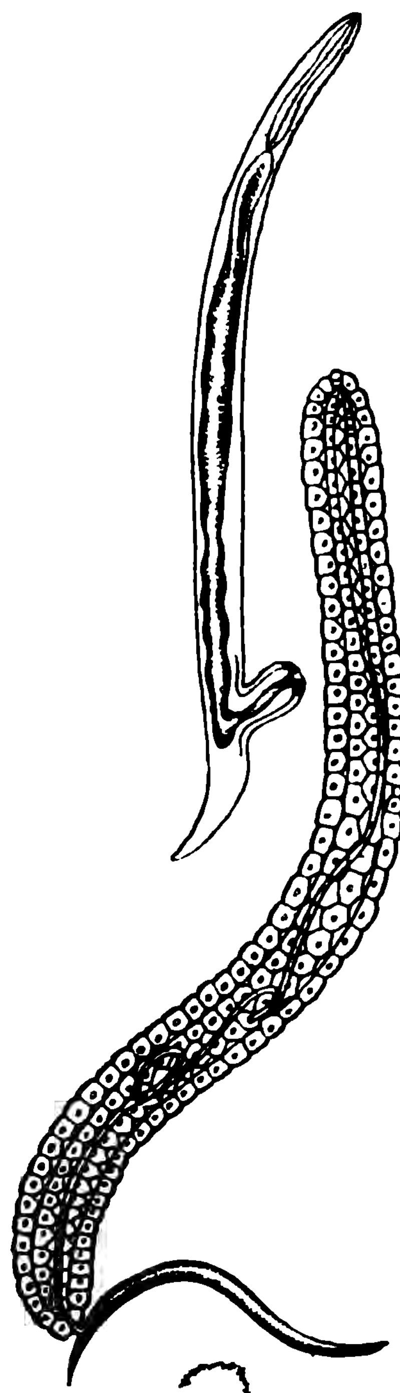
Борьба с галловыми нематодами трудна. Еще не найдено надежных средств, которые бы полностью гарантировали истребление галловых нематод, хотя имеются успехи в применении различных противонематодных препаратов. Они позволяют снизить потери, однако химическую обработку неблагополучных площадей приходится делать неоднократно.

Многочисленна группа тиленхид, паразитирующих в полости тела насекомых и относящихся к семейству Sphaerulariidae. Особый интерес представляют жизненные циклы этих нематод, развивающихся с чередованием генераций. Так, нематода Heterotylenchus simplex развивается в организме пастбищной мухи Morellia simplex. Молодые осемененные самки гамогенетической генерации названной нематоды перкутанно заражают личинок мух. К моменту развития взрослых насекомых *гетеротиленхи* превращаются в половозрелых крупных (длиной до 10 мм) паразитических самок, которые откладывают яйца в полости тела насекомых. Из яиц развиваются самцы и самки партеногенетической генерации, которые мигрируют в яичники мух и во время осуществления мухами «ложной яйцекладки» попадают во внешнюю среду на экскременты крупного рогатого скота. Продолжительность жизни нематод во внешней среде не превышает суток. За это время происходит копуляция, после чего самцы погибают, а самки инвазируют личинок мух, находящихся в навозе. Развитие гетеротиленхов в

полости тела M. simplex всегда сопровождается стерилизацией последних.

В жизненном цикле Parasitylenchus diplogenus — паразита дрозофил — чередуются две гамогенетические генерации, из которых одна полностью паразитическая, а другая имеет свободноживущие личиночные стадии. Молодые осемененные самки этих нематод перкутанно проникают в личинок насекомых. В полости тела куколок дрозофил нематоды достигают половой зрелости и откладывают яйца, из которых развиваются самцы и самки полностью паразитической генерации. Предполагают, что самцы дважды, а самки трижды линяют в яйце, после чего выходят в гемоцель насекомого. Обычно формируется 10—20 самок в генерацию. Нематоды копулируют, и самки откладывают яйца. Личинки, вышедшие из яиц, дважды линяют (первая линька, вероятно, происходит в яйце), затем проникают в яичники мух и во время яйцекладки хозяина мигрируют во внешнюю среду. Четвертая линька нематод происходит во внешней среде. После копуляции молодые осемененные самки нематод внедряются в личинок дрозофил, а самцы погибают.

Особый интерес представляет цикл развития нематод Fergusobia curriei, паразитирующих у галлообразующих мух рода Fergusonina. У этого вида тиленхид одна генерация (партеногенетическая) паразитирует на растениях, а другая (гамогенетическая) — в насекомых. Впервые эта нематода была обнаружена в Австралии Т. Морганом (1866—1945), который обследовал галлы на цветках эвкалиптов и обнаружил, что они вызываются паразитированием личинок мух рода *фергузонина* и мелких нематод. Половозрелые мухи выходят из галлов и после спаривания откладывают яйца в бутоны цветков. Вместе с каждым яйцом они выделяют от 1 до 30 личинок нематод. Эмбриональное развитие мухи продолжается шесть недель. В течение этого периода личинки нематод интенсивно питаются зачатками тычинок, вызывая бурное разрастание клеток и образование галла внутри пораженного бутона. Вылупившаяся в галле личинка мухи прогрызает маленькую камеру, а личинки нематод развиваются в партеногенетических самок. Эти самки откладывают яйца в полости галла и дают начало новой гамогенетической генерации нематод. Молодые осемененные самки нематод перкутанно проникают в полость тела личинок насекомых и достигают половой зрелости к моменту завершения морфогенеза и вылета мух. В полости тела насекомых нематоды откладывают большое количество яиц. Вылупившиеся из яиц личинки мигрируют в яичники насекомого и скапливаются в яйцекладе. Во время яйцекладки личинки нематод вместе с яйцами мух попадают в цветки эвкалипта.


Рис. 282. Sphaerularia bombi:
слева — самка в начальной стадии выпячивания матки; *справа внизу* — самка с выпяченной маткой.

Своеобразно развитие паразита шмелей Sphaerularia bombi (рис. 282). Ранней весной находящиеся в полости тела перезимовавших шмелей самки *сферулярий* откладывают огромное количество яиц, эмбриональное развитие которых длится 4—7 дней. Личинки выходят в полость тела хозяина, где находятся еще 8—10 дней, а затем проникают в просвет кишки шмеля и через анальное отверстие выходят во внешнюю среду (в почву). Здесь они дважды линяют и превращаются в половозрелых самцов и самок. В почве происходит и копуляция. Оплодотворенные самки проникают в хозяев—шмелей. К концу жизненного цикла у самок S. bombi разросшаяся матка выворачивается через половое отверстие наружу, образуя мешок 15 мм в длину, заполненный яйцами, который по объему превосходит тело нематоды примерно в 20 тыс. раз.

ОТРЯД СТРОНГИЛИДА (STRONGYLIDA)

У нематод, относящихся к отряду *стронгилид*, ротовое отверстие окружено шестью вторичными губами (реже губы редуцированы) либо особым кутикулярным образованием — радиальной короной (рис. 283). Ротовая капсула простая, охвачена тканью пищевода, который у половозрелых форм булавовидный. У самцов развиты хвостовые крылья с ребровидными сосочками; иногда бурса редуцирована. Стронгилиды паразитируют у всех групп позвоночных, кроме рыб. Жизненные циклы либо без промежуточных хозяев (прямые), либо с промежуточными хозяевами, которыми служат аннелиды и моллюски.

Нематоды семейства Strongylidae паразитируют в пищеварительном тракте многих млекопитающих, в том числе и домашних: лошадей, крупного и мелкого рогатого скота, свиней. Развитие нематод данного семейства идет следующим образом. Из яиц, попавших во внешнюю среду вместе с экскрементами животных, в течение первых суток выходят личинки первой стадии. При благоприятной температуре и влажности они дважды линяют и через 5—6 суток достигают инвазионности. Инвазионные личинки, попав в организм хозяина, вместе с кормом или водой проникают в толщу стенок кишеч-

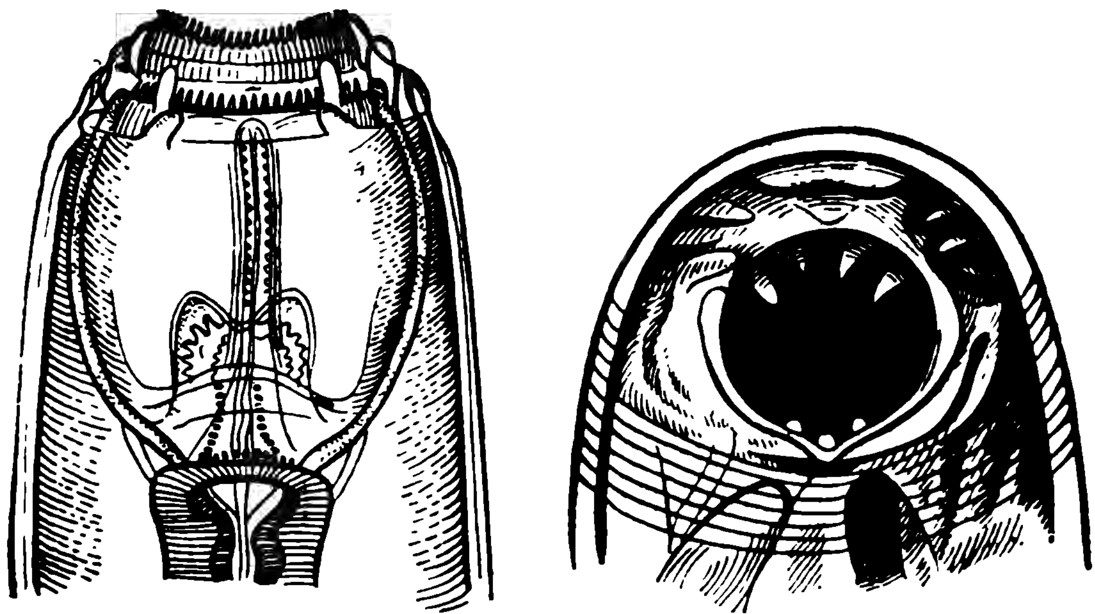


Рис. 283. Головной конец стронгилид Delofondia vulgaris (*слева*) и Ancylostoma duodenale (*справа*).

ника и мигрируют либо в поджелудочную железу, как у Strongylus equinus (паразита лошадей), либо в артерии брыжейки, как у Delafondia vulgaris, также паразитирующей у лошадей. Здесь они дважды линяют, достигают половой зрелости и мигрируют назад в просвет кишечника. Развитие нематод в организме хозяина длится 4—9 месяцев в зависимости от вида паразита.

Опасные паразиты человека и животных — представители семейства Ancylostomatidae (нематоды родов Ancylostoma, Bunostomum, Uncinaria и др.). Эти нематоды локализуются в тонких кишках и, повреждая слизистую, питаются кровью своих хозяев. Для них характерна крупная ротовая полость, вооруженная острыми онхами. Ротовое отверстие несколько сдвинуто на брюшную сторону. У человека паразитирует вид A. duodenale — *кривоголовка двенадцатиперстная*. Яйца анкилостом вместе с испражнениями попадают во внешнюю среду, где они дозревают около суток, после чего из яиц выходят личинки. Последние имеют рабдитовидный пищевод и ведут вначале сапробиотический образ жизни, затем прекращают сапробиотическое питание и превращаются в «стронгилоидную» личинку, которая после второй линьки достигает инвазионной стадии. Инвазионные личинки кривоголовки, как и других анкилостомид, способны проникать в организм хозяина не только через рот с пищей, но и через кожу (перкутанно). При перкутанной инвазии личинки мигрируют в крови, попадают в венозную систему человека, заносятся в сердце и через легочную артерию — в легкие. Отсюда нематоды попадают в глотку и затем в кишечник человека, где и достигают половозрелости. Срок развития кривоголовки во внешней среде 5—6 суток, в организме человека от заражения до попадания в кишечник проходит 7—10 дней, а до начала откладывания яиц — 30—45 дней. Сходным образом развиваются и нематоды других родов данного семейства. Кривоголовка широко распространена в ряде стран, особенно южных, известна она и в южных районах СССР. Поскольку заражение возможно и перкутанно, при контакте кожи с землей, анкилостомозом чаще болеют землекопы, шахтеры, земледельцы и т. д.

Нематоды семейства Syngamidae паразитируют в дыхательных органах птиц и млекопитающих. Наиболее часто встречается вид Syngamys trachea, паразитирующий у куликов, куриных и воробьиных птиц. Эти нематоды при жизни ярко-красного цвета. Половозрелые паразиты находятся перманентно в спаренном состоянии. Ротовая капсула мощно развита и снабжена восемью зубами. Самец S. trachea длиной 2—6 мм, самка — 7—20 мм.

Интересен жизненный цикл сингамусов. Самки откладывают яйца, которые из трахеи выносятся в ротовую полость, проглатываются, проходят через пищеварительный тракт и выделяются вместе с фекалиями. При благоприятных условиях личинки два раза линяют внутри яиц и через 8—12 дней достигают инвазионной стадии. Заражение птиц может происходить при заглатывании яиц и резервуарных хозяев, которыми чаще всего являются дождевые черви (резервуарными хозяевами в гельминтологии называют животных, паразиты в которых не претерпевают качественных изменений, но в течение долгого времени сохраняют инвазионность). Яйца сингамусов попадают в дождевых червей вместе с пищей. Из яйца выходит личинка, которая мигрирует через стенки пищеварительной трубки в мышцы червя, где и сохраняется длительное время, иногда в течение нескольких лет. Личинки сингамусов проникают в легкие кур гематогенным путем, дважды линяют, после чего мигрируют в трахею или бронхи.

Если у сингамид дождевые черви — резервуарные хозяева и их участие в жизненном цикле этих нематод не обязательно, то у представителей рода Metastrongylus (сем. Metastrongylidae), паразитирующих в бронхах домашних и диких свиней, дождевые черви служат промежуточными хозяевами и полноправными участниками жизненного цикла. Яйца *метастронгилюсов* (M. elongatus, M. pudendotektus и др.) попадают из бронхов через трахею в ротовую полость свиней, проглатываются и выделяются во внешнюю среду. При попадании яиц в благоприятные условия из них в течение первых двух суток выходят личинки. Личинки, проглоченные дождевым червем, проникают через стенку его пищеварительной трубки в кровеносную систему, где быстро растут и проделывают две линьки. Свиньи заражаются метастронгилюсами при поедании инвазированных червей. В пищеварительном тракте свиньи дождевые черви перевариваются, личинки в толще стенки кишечника проделывают третью линьку, а затем внедряются в лимфатические брыжеечные узлы, где линяют в четвертый раз. После этого они мигрируют по лимфатическим путям в легкие и проникают в бронхи. Через 25—35 дней после

поедания поросятами инвазированных дождевых червей метастронгилюсы достигают половой зрелости.

Облигатными биогельминтами, всегда развивающимися с участием промежуточных хозяев, являются и виды семейства Protostrongylidae. Однако, в отличие от метастронгилид, промежуточными хозяевами у них служат не олигохеты, а различные виды наземных моллюсков. Протостронгилиды паразитируют в легких, изредка в мозге жвачных и реже — у зайцеобразных и грызунов. Так, в легких овец и коз паразитируют ряд видов рода Protostrongylus, а также представители родов Miiellerius, Cystocaulus и др.

Рассмотрим цикл развития этих паразитов на примере P. kochi. Самцы данного вида достигают в длину до 30 мм, самки — до 52 мм. Нематоды локализуются в мелких и средних бронхах. Самки откладывают яйца, которые дозревают в бронхах, и из большинства яиц выходят личинки. Личинки и яйца с мокротой из бронхов попадают в ротовую полость, проглатываются и через пищеварительный тракт с фекалиями выносятся наружу. Часть яиц и личинок может попасть во внешнюю среду через органы дыхания животных при кашле и чихании. При встрече с моллюском личинки проникают через кожу в ногу моллюска, где дважды линяют и достигают через 4—5 недель инвазионной стадии. Заражение овец происходит при проглатывании ими инвазированных моллюсков с кормом или водой. Уже через 24—28 ч после проглатывания дефинитивным хозяином личинки обнаруживаются в кишечной стенке овцы, через 40—120 ч — в брыжеечных лимфатических узлах, а через 2—6 суток — в легких. Полное развитие паразита в организме овец происходит за 43—47 дней. Локализуясь в легких, протостронгилиды вызывают бронхиты или пневмонию. При интенсивной инвазии патологические изменения имеют тяжелый характер и могут привести к гибели животных.

Сходным образом проходит и цикл развития Elaphostrongylus cervi, паразитирующего под кожей в фасциях мышц благородного оленя и под твердой мозговой оболочкой головного и спинного мозга пантовых оленей — маралов и пятнистых. Личинки, вылупившиеся из яиц в организме хозяев, мигрируют по малому кругу кровообращения, попадают в легкие, бронхи, глотку, проходят пищеварительный тракт и выходят во внешнюю среду. Здесь они перкутанно проникают в ногу моллюсков, где дважды в течение месяца линяют и становятся инвазионными. Заражение оленей происходит при поедании ими инвазированных моллюсков. Развитие *элафостронгилов* в пантовых оленях длится около 4 месяцев, а весь цикл «от яйца до яйца» — 5—7 месяцев. У пантовых оленей при элафостронгилезе наблюдаются серьезные поражения центральной нервной системы, что выражается в расстройстве координации, движениях по кругу и т. п. При интенсивной инвазии нередко наблюдается гибель зараженных животных.

ОТРЯД ОКСИУРИДА (OXYURIDA)

Оксиуриды отличаются от нематод других отрядов своеобразным строением пищевода, задний конец которого снабжен особым шаровидным расширением — б у л ь б у с о м. Самец, как правило, имеет две спикулы и рулек, они могут быть редуцированы. Самцы лишены хвостовых крыльев, но иногда снабжены преклоакальной присоской. Задний конец тела самок чаще всего вытянут, образуя тонкий хвост. Цикл развития большинства оксиурид происходит прямым путем, т. е. без участия промежуточных хозяев.

Наиболее известные нематоды этого отряда относятся к семейству *оксиурид* (Oxyuridae). Это, прежде всего, вид Enterobius vermicularis, который по-русски называется *острицей*, поскольку самки этого вида имеют характерный для оксиурид заостренный хвост (рис. 284). Данная нематода паразитирует в толстой и слепой кишке человека, главным образом у детей. Она вызывает раздражение и воспаление слизистой оболочки толстой кишки; ей приписывают также определенную роль в развитии воспаления червеобразного отростка слепой кишки (аппендицит). Питается острица содержимым толстой кишки, и, видимо, в ее питании большую роль играет бактериальная флора. Известно, что если человек, зараженный острицей, будет принимать 2—3 дня подряд по две таблетки биомицина (утром и вечером), то острицы гибнут. Механизм воздействия, по-видимому, сводится к тому, что биомицин способствует уничтожению бактериальной флоры толстой кишки, а это, вероятно, лишает источников питания и остриц. Следовательно, острицы стоят на очень примитивной стадии паразитизма, физиологически близкой к стадии паразитизма рабдитид.

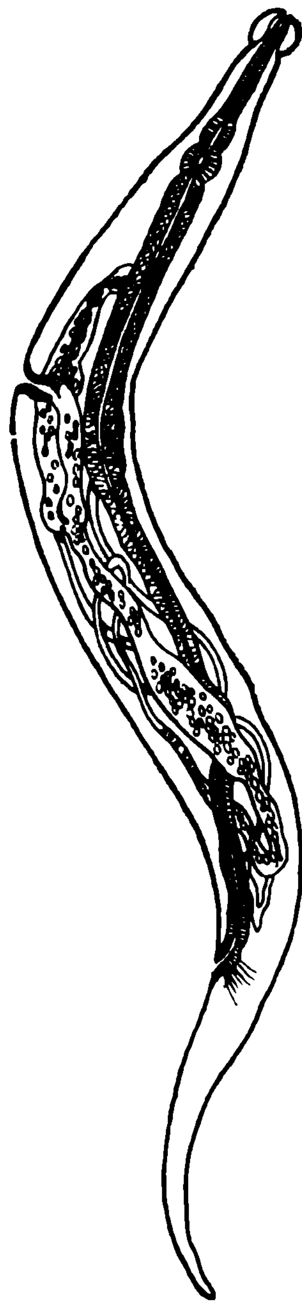


Рис. 284. Острица (Enterobius vermicularis).

Главная неприятность, испытываемая человеком от присутствия в его кишечнике остриц, зависит от некоторых особенностей биологии остриц. Яйца паразита обязательно должны пробыть некоторое время на воздухе, так как кислород — непременное условие, стимулирующее их развитие. По вечерам самки выходят через анус человека наружу и вызывают зуд в области про-

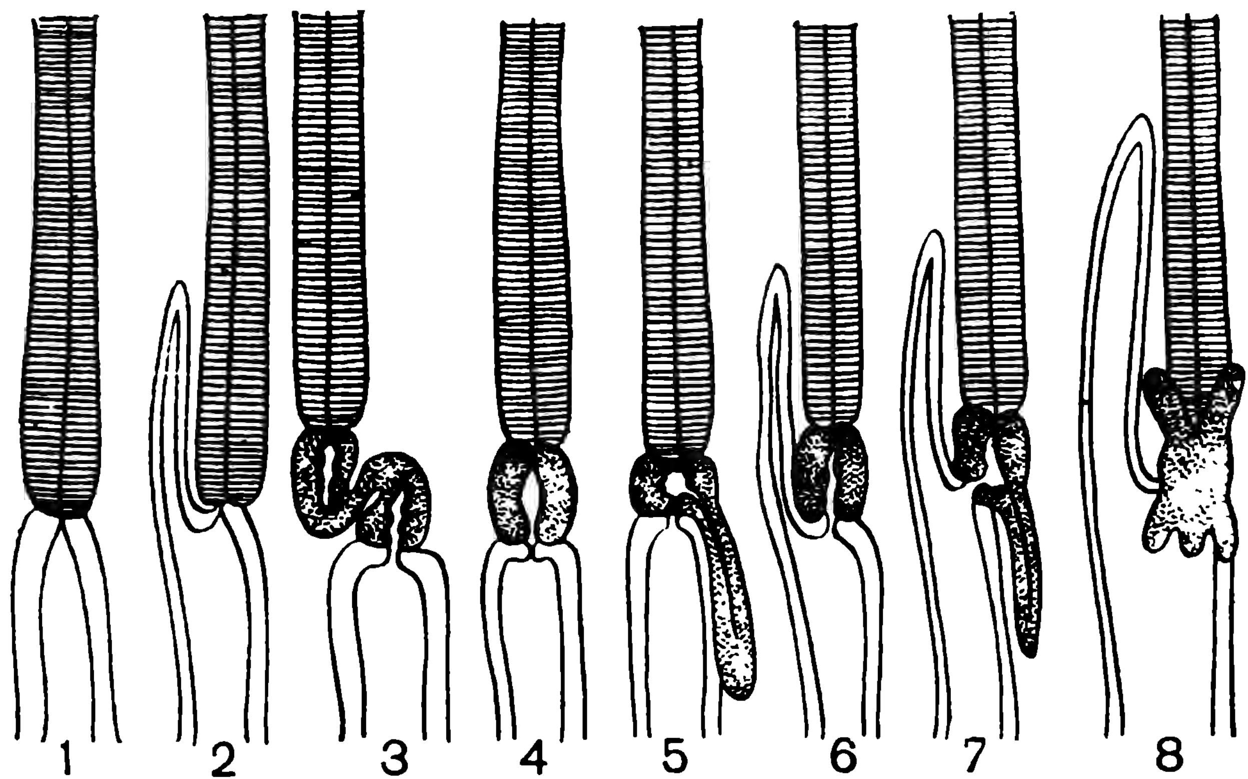


Рис. 285. Слепые выросты пищевода и кишечника аскаридин:
1 — Ascaris; *2* — Amplicaecum; *3* — Anisakis; *4* — Toxocara; *5* — Raphidascaris; *6* — Porrocaecum; *7* — Contracaecum; *8* — Multicaecum.

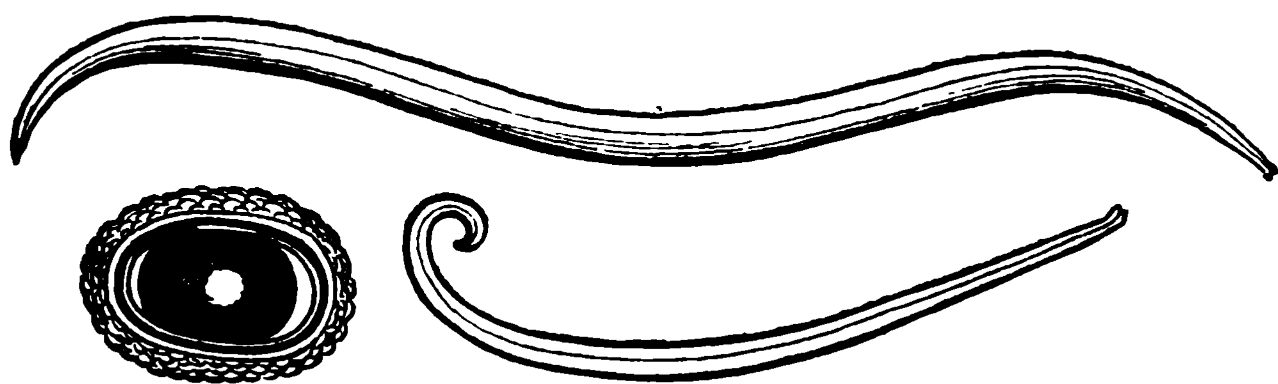


Рис. 286. Аскарида человеческая (Ascaris lumbricoides): *вверху* — самка; *внизу* — самец и яйцо (*слева*).

межности. У детей этот зуд влечет за собой расчесы. Под ногтями остаются яйца остриц, которые выходят из ануса человека. С пальцев яйца легко могут попасть в рот ребенка, отсюда они с личинками проникают в кишечник и, достигнув толстой кишки, снова становятся взрослыми острицами. В таком случае заражение может продолжаться долго. Острицами заражаются и при контакте с человеком, инвазированным этой нематодой, если не соблюдать правил гигиены. Яйца остриц могут переносить на пищу человека мухи, тараканы-прусаки и т. д. Можно даже проглотить их с пылью, если на полу есть яйца этой нематоды. При обнаружении заражения необходимо обратиться к врачу.

Сходным образом идет развитие у других представителей данного семейства: Oxyuris equi, паразитирующих в большой ободочной кишке лошадей, Passalurus ambiguus, паразитирующей в слепых кишках кроликов и зайцев, и др. В слепых кишках кур и индеек часто встречаются нематоды Subulura brumpti (сем. Subuluridae), характеризующиеся отсутствием губ и хорошо развитой ротовой капсулой. Самцы достигают в длину 14 мм, самки — 25 мм. Самцы имеют хорошо заметную преклоакальную присоску. Нематоды данного вида развиваются с использованием промежуточных хозяев (тараканов, прямокрылых, жуков и других беспозвоночных).

Яйца *субулюр*, содержащие личинку, попадают во внешнюю среду с фекалиями зараженных птиц и могут быть заглочены промежуточными хозяевами. В организме последних личинки через 4—5 ч выходят из яиц и проникают в полость тела, где в течение двух недель дважды линяют, достигая инвазионной стадии. Если курица проглотит инвазированное насекомое, то личинки субулюр мигрируют в слепые кишки, еще дважды линяют и достигают половой зрелости. Первые яйца в фекалиях кур появляются через 40—45 дней после заражения.

Целый мир своеобразных оксиурид (более 200 видов) паразитирует у различных беспозвоночных диплопод, насекомых, дождевых червей. Оксиуриды беспозвоночных характеризуются разнообразием морфологических приспособлений к паразитическому образу жизни.

ОТРЯД АСКАРИДИДА (ASCARIDIDA)

Нематоды отряда *аскаридид* паразитируют только у позвоночных животных. Ряд видов имеет прямой цикл развития, в цикле других принимают участие и промежуточные хозяева. Ротовое отверстие аскаридид окружено, как правило, тремя вторичными губами. Кутикула очень плотная.

Пищевод цилиндрический или слегка расширяется к заднему концу. У представителей надсемейства Anisakoidea (виды родов Contracaecum, Porrocaecum и др.) имеются характерные пищеводные и кишечные выросты на границе между этими двумя отделами (рис. 285).

Наиболее широко известный представитель данного отряда — *человеческая аскарида* (Ascaris lumbricoides), вызывающая серьезное заболевание человека — аскаридоз (рис. 286). Длина самок аскарид достигает 40 см, самцов — 25 см. Тело от головы к середине расширяется и вновь суживается к хвостовому концу. Хвост очень короткий, у самцов загнут на брюшную сторону. Ротовое отверстие окружено тремя «губами». Женское половое отверстие открывается на брюшной стороне в конце первой трети тела и ведет в трубку влагалища (вагины), которое соединено с правой и левой матками. Матки постепенно сужаются и переходят в яйцеводы, а те, в свою очередь,— в яичники. Половые трубки аскариды превосходят в несколько раз длину тела самок. Мощное развитие полового аппарата связано с колоссальной плодовитостью этого червя — до 200 тыс. яиц в сутки. Биологический смысл такой плодовитости в том, что на пути развития — от внешней среды до организма хозяина — встречается множество факторов, приводящих значительную часть потомства к гибели, и только очень большая плодовитость может обеспечить продолжение жизни вида.

Аскариды паразитируют в тонкой кишке человека. Однако развитие оплодотворенных яиц начинается только после их попадания во внешнюю среду, так как для этого необходим кислород. В яйцевых оболочках личинки претерпевают первую линьку и за 9—13 дней развиваются до личинок второй стадии. Затем развитие прекращается и не возобновляется, если яйцо не попадает в организм человека. Заражение происходит с пищей, через грязные руки; на пищу яйца могут быть занесены мухами, тараканами или в результате негигиеничного обращения с продуктами питания. В тонкой кишке человека личинки освобождаются из скорлупки яйца и начинают сложный цикл развития. Они проникают в слизистую кишки, а затем в кровеносные сосуды. По кровяному руслу личинки мигрируют в печень, из печени — в сердце. Из правого желудочка сердца личинки проникают в легкие и концентрируются в капиллярах, нередко вызывая их разрывы и кровотечения. Из капилляров личинки проникают в бронхи, оттуда — в трахею, из трахеи — в глотку, а затем в пищевод, желудок и кишечник. В тонком кишечнике личинки завершают развитие и превращаются во взрослых нематод.

Аскарида — один из обычных паразитов человека. Во многих случаях аскаридоз при большом числе нематод приобретает тяжелый и даже опасный для здоровья и жизни характер. Аскаридоз всегда вероятен там, где лето длительное и теплое, особенно в периоды, когда в почве много влаги. Если человек заразился аскаридами, необходимо немедленно принимать меры по изгнанию этого паразита из кишечника. Необходимо соблюдать меры профилактики, т. е. гигиенический режим жизни.

Нематоды семейства аскарид (Ascarididae) паразитируют не только у человека. Близкая к человеческой *свиная аскарида* (A. suum) поражает свиней, а крупная *лошадиная аскарида* (Parascaris equorum) — лошадей. Представитель рода Contracaecum (сем. Anisakidae) — C. microcephalum, паразитирующий в задней части пищевода рыбоядных птиц: поганок, пеликанов, цапель и др., развивается с участием двух промежуточных хозяев (рис. 287). В яйцах, попавших в воду, через 6—7 дней формируются личинки. Первая линька происходит в яйце. Личинки второй стадии выходят в воду и могут быть проглочены различными видами копепод. В организме рачков личинки не линяют и не претерпевают значительных морфологических изменений, а лишь несколько увеличиваются в размерах. Однако для дальнейшего развития пребывание личинок в рачках хотя бы в течение одного дня необходимо. Вторыми промежуточными хозяевами служат личинки стрекоз, хирономид и мальки рыб (рис. 287). Попав в пищеварительный тракт второго промежуточного хозяина, личинки мигрируют через стенку кишечника в полость тела, где через 20—25 дней линяют и достигают инвазионной стадии. В цикле развития C. microcephalum могут принимать участие и резервуарные хозяева, которыми служат хищные рыбы. Дефинитивные хозяева заражаются, поедая инвазированных рыб и личинок насекомых.

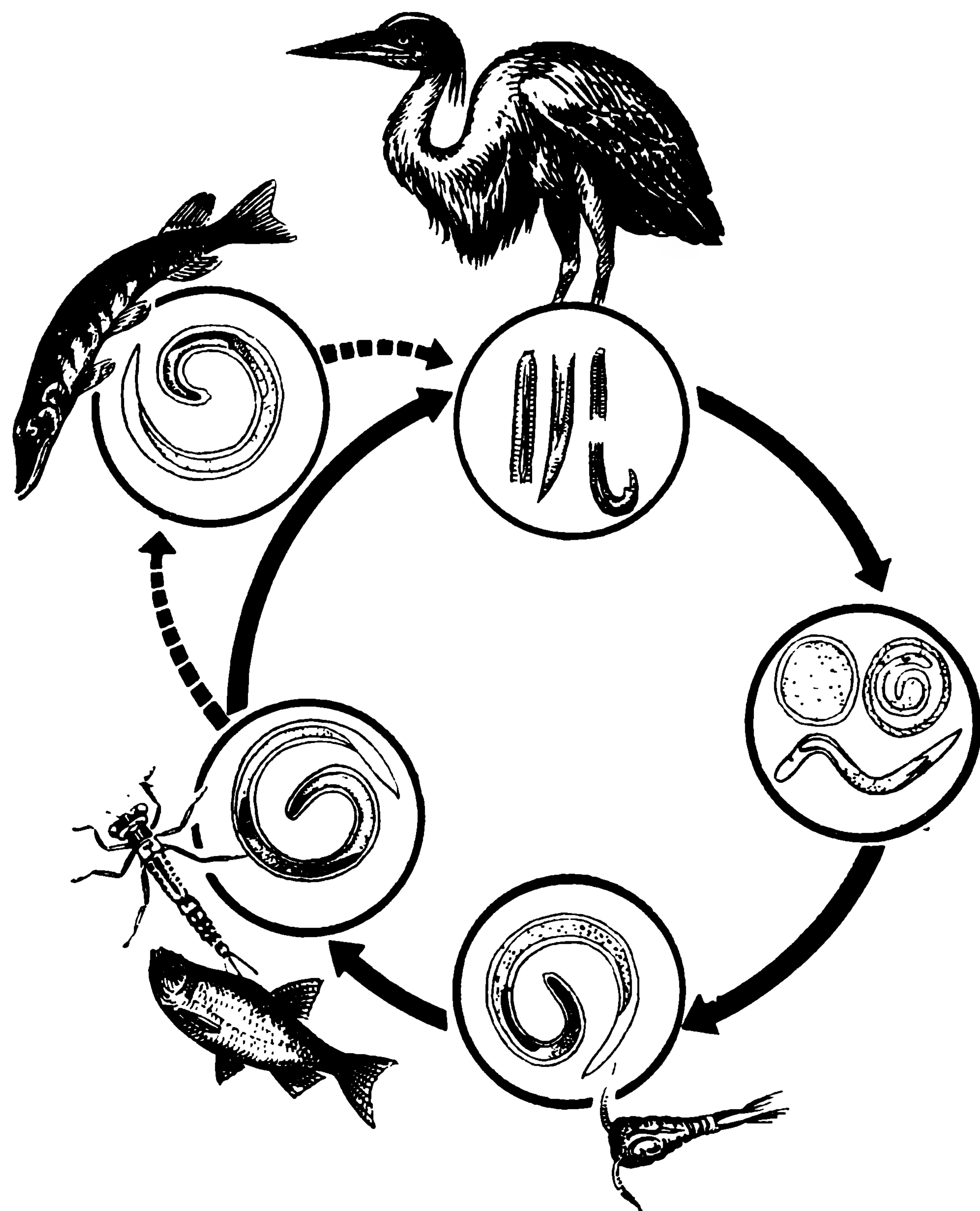


Рис. 287. Схема жизненного цикла Contracaecum microcephalum.

У собак, лисиц, песцов и других собачьих в кишечнике паразитирует другой вид *анизакид* — Toxocara canis. Яйца *токсокар*, попав во внешнюю среду, дозревают в течение 5—6 дней, и в них развиваются личинки второй стадии. В пищеварительном тракте млекопитающих личинки выходят из яиц и мигрируют по кровеносной системе, как это описано выше для личинок человеческой аскариды. В процессе миграции через капилляры легких личинки часто попадают в большой круг кровообращения и у беременных самок через плаценту заносятся в организм плода. Если яйца токсокары попадают в организм неспецифичных хозяев (крысы, мыши, люди), то личинки проделывают ту же миграцию, вызывая серьезные заболевания, а затем инкапсулируются в печени. Заражение собак и других плотоядных может проходить тремя путями: попаданием зрелых яиц через рот; при поедании резервуарных хозяев с инкапсулированными личинками; через плаценту.

ОТРЯД СПИРУРИДА (SPIRURIDA)

Спирурumы характеризуются чрезвычайным многообразием морфологических структур, сложными циклами развития, способностью паразитировать во всех органах и тканях позвоночных животных. Благодаря этому они играют значительную роль в этиологии разнообразных заболеваний человека и хозяйственно полезных животных. Спирурumы — наиболее многочисленный отряд нематод, паразитирующих у позвоночных. Их ротовое отверстие окружено либо шестью редуцированными, либо двумя вторичными губами, либо губы редуцированы полностью. Пищевод, как правило, разделен на железистую и мышечную части. Половая бурса чаще отсутствует. Это яйцекладущие или живородящие нематоды.

Отряд подразделяется на три подотряда, каждый из которых, в свою очередь, подразделяется на ряд семейств. Нематоды подотряда *спирурина* (Spirurina) локализуются, главным образом, в пищеварительном тракте позвоночных. В их жизненных циклах участвует один промежуточный хозяин, роль которого выполняют ракообразные (ветвистоусые, веслоногие, бокоплавы и др.) и насекомые (жесткокрылые, прямокрылые, двукрылые и др.). Для многих видов характерен резервуарный хозяин.

Приведем примеры жизненных циклов некоторых видов спирурин. В желудке домашних и диких свиней паразитирует вид Ascarops strongylina. Эти нематоды средней величины (самцы длиной до 13 мм, самки — до 22 мм), их головной конец имеет цилиндрическую капсулу, окруженную спиралевидно расположенными 16—18 кольцами. Промежуточные хозяева аскаропсов — жуки-копрофаги (копры, геотрупусы, калоеды). Нематоды выделяют толстостенные яйца со сформированной личинкой. Из яиц, попавших в кишечник жуков, выходят личинки, которые мигрируют в гемоцель насекомых и инкапсулируются в различных органах и тканях. Через 25—27 дней, дважды перелиняв, личинки достигают инвазионной стадии. Свиньи заражаются аскаропсозом, поедая инвазированных жуков. В желудке свиньи личинки выходят из капсул и внедряются в слизистую оболочку, где через 4—5 дней совершают третью, а через 20—25 дней — четвертую линьку. К 50-му дню они достигают половой зрелости. В жизненном цикле аскаропсов большую роль играют резервуарные хозяева, которыми могут быть млекопитающие, птицы, рептилии и даже рыбы. В организме этих животных личинки иногда накапливаются в большом количестве, сохраняя инвазионность более года.

В конъюнктивальной полости и слезных протоках крупного рогатого скота, лошадей и других млекопитающих паразитируют нематоды рода Thelazia. При интенсивной инвазии наблюдается изъязвление роговицы, что может привести к полной потере зрения. Промежуточными хозяевами *телязий* (Th. gulosa, Th. rhodesi и Th. skrjabini), паразитирующих у крупного рогатого скота, являются пастбищные мухи родов Musca и Morellia. Эти виды мух можно часто наблюдать на голове пасущегося скота, особенно в области глаз. Самки телязий выделяют подвижных личинок, окруженных тонкой скорлупкой яйца. Личинки заглатываются мухами вместе с глазными истечениями животных. Из кишечника мух личинки активно мигрируют в полость тела и в яйцевые фолликулы, где дважды линяют и за 15—30 дней достигают инвазионной стадии. Инвазионные личинки мигрируют в голову и хоботок мух. В момент нападения инвазированных мух на влажную кожу век и внутреннего угла глаза личинки разрывают хоботок и мигрируют в конъюнктивальный мешок животных. Развитие телязий до половозрелой стадии в организме крупного рогатого скота длится 20—45 дней. Срок жизни половозрелых телязий около года.

Нематоды подотряда *камалланина* (Camallanina) паразитируют у позвоночных различных классов, но большинство видов регистрируется у рыб. Один из немногих представителей данного подотряда, паразитирующих у млекопитающих,— *ришта* (Dracunculus medinensis). Эта нематода — один из опаснейших паразитов человека, хотя встречается и у других млекопитающих. Ришта широко распространена в южных районах Азии и Африки. Человек давно знает болезнь, вызываемую риштой. Знаменитый анатом Г а л е н (131—202) указывал на это заболевание, арабы и древние евреи с берегов Красного моря называли длинную паразитическую нематоду (длина самок до 120 см, ширина 1,0—1,7 мм) «огненной змеей». Взрослая самка ришты паразитирует в лимфатических сосудах и железах, в подкожной клетчатке ног человека. Болезнь начинается с зуда в определенных местах кожных покровов, причем в этих местах ощущается затвердение. Позднее развивается язва, из глубины которой через разрыв и изъязвление кожи может высовываться тело нематоды. Через язву выделяется масса личинок. Если личинки попадут в воду, то они могут быть проглочены веслоногими *рачками-циклопами* (виды родов Cyclops, Tropocyclops, Thermocyclops и др.). Из желудка личинки проникают в полость рачка, где дважды линяют и через 6—14 дней достигают инвазионной стадии. Человек заражается д р а к у н к у л е з о м, если вместе с водой проглотит инвазированного циклопа. Личинки ришты мигрируют из кишечника дефинитивного хозяина лимфатическим путем и через 45—50 дней обнаруживаются на месте своей обычной локализации. Здесь они дважды линяют и достигают половой зрелости. Единственным средством лечения в старые времена было извлечение ришты

наматыванием червя на палочку. В нашей стране дракункулез ликвидирован в результате применения комплекса плановых мероприятий.

Очень интересен цикл развития нематод семейства Skrjabillanidae, паразитирующих в тканях пресноводных рыб. Промежуточным хозяином *скрябилланид* являются кровососущие *рачки-карпоеды* из рода Argulus. Личинки скрябилланид локализуются в коже рыб. При питании на инвазированных рыбах рачки вместе с кровью заглатывают и личинок. Личинки мигрируют в полость тела рачка, дважды линяют и достигают инвазионности. При повторном питании рачков инвазированные личинки проникают в организм рыб. Подобный цикл развития, представляющий исключение для камалланин, характерен для представителей другого подотряда спирурид — *филяриин* (Filariina). Как известно, основное приспособление паразитических организмов, повышающее выживаемость,— все увеличивающаяся изолированность их от прямого воздействия внешней среды. У высокоспециализированных живородящих филяриин, как и у скрябилланид, ни личинки, ни взрослые особи практически не выходят во внешнюю среду. Промежуточными хозяевами живородящих филяриин служат кровососущие членистоногие (клещи, блохи, мошки, комары и др.), а дефинитивные хозяева заражаются при укусе переносчика.

Нематоды подотряда филяриин — многочисленная (более 600 видов) и широко распространенная группа паразитических червей. Они отличаются своеобразной локализацией в теле дефинитивных хозяев, паразитируя в кровеносных и лимфатических сосудах, в головном и спинном мозге, в подкожной клетчатке и сердечной мышце, во внутренней среде глаз, в сухожилиях и др. Заболевания людей, вызываемые Wuchereria bancrofti, Onchocerca volvulus и Brugia malayi, признаны ВОЗ одними из наиболее опасных возбудителей гельминтозов человека. Вызывают филяриины и заболевания хозяйственно полезных животных.

Остановимся на циклах развития наиболее опасных паразитов человека — W. bancrofti и O. volvulus. Возбудитель в у х е р е р и о з а — W. bancrofti локализуется в лимфатических протоках и узлах, вызывая закупорку сосудов, приводящую к слоновости. Заболевание широко распространено в Юго-Восточной Азии, ряде стран Африки, Южной Америки и на островах Тихого океана. *Вухерерии* — сравнительно длинные тонкие нематоды, длина самцов достигает 40 мм, самок — 100 мм. Самки вухерерий отрождают громадное количество живых личинок — м и к р о ф и л я р и й, которые циркулируют в крови. Микрофилярии имеют дневной или ночной пик численности в периферической крови (так называемую дневную или ночную периодичность), концентрируясь в иное время дня в кровеносных

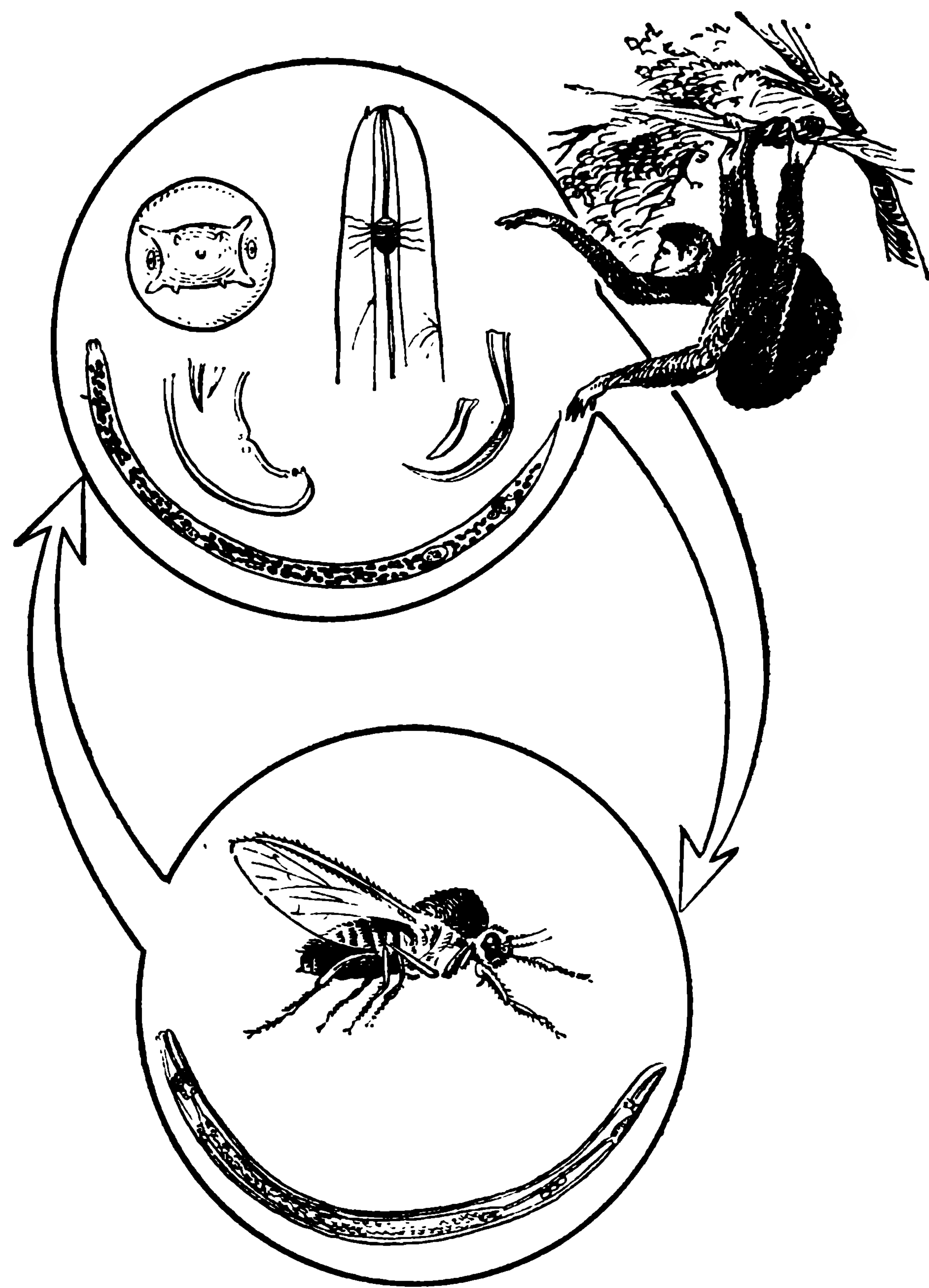


Рис. 288. Схема жизненного цикла Onchocerca volvulus.

сосудах легких, селезенки и других внутренних органов. Периодичность микрофилярий совпадает с периодичностью нападения на человека промежуточных хозяев вухерерий: комаров родов Aëdes, Culex, Mansonia и др. Эти комары, поглощая кровь пораженного вухерериозом человека, всасывают и микрофилярий. Заглоченные личинки перфорируют стенку кишки и проникают в полость тела, а затем в грудные мышцы комаров. Личинки растут, развиваются, дважды линяют и затем мигрируют в основание ротовых органов и хоботок комара. В момент питания инвазированного комара на человеке личинки прорывают оболочку хоботка, выходят на кожу и проникают в организм через ранку, образующуюся от укуса. Током крови они заносятся в лимфатическую систему, где дважды линяют и превращаются в половозрелых самцов и самок, срок жизни которых в организме человека достигает 15 лет и более.

Борьба с вухерериозом состоит в дегельминтизации людей и уничтожении переносчиков — комаров.

Другой вид — O. volvulus паразитирует в подкожной клетчатке человека, реже — обезьян. Распространен в Экваториальной и Западной

Африке, а также в Центральной и Южной Америке. В подкожной клетчатке вокруг паразитов образуются соединительнотканные узлы. Микрофилярии, выделенные самками, локализуются в толще крови. Переносчики *онхоцерков* — мошки (Simulium), в теле которых микрофилярии дважды линяют и развиваются до инвазионной стадии за 6—7 дней. Заражение человека происходит при укусе инвазированной мошкой (рис. 288).

Патогенное воздействие онхоцерков на организм человека очень велико. Микрофилярии вызывают изъязвления кожи и ее перерождение; при проникновении их в глаз отмечается ослабление зрения, а иногда и полная слепота. Страх населения перед этим заболеванием, известным под названием «речная слепота», так велик, что в зонах интенсивного распространения онхоцеркоза отмечаются массовые переселения жителей, приводящие к запустению целых районов. Основу борьбы с онхоцеркозом составляет уничтожение мошек-переносчиков, так как лечение больных невозможно из-за отсутствия эффективных и доступных для массового лечения препаратов.

Нематоды живут во всех средах, где возможна жизнь. Не будет преувеличением сказать, что среда жизни нематод — это биосфера в целом. Ни одна другая группа животных так широко не распространена. Роль нематод в природе очень велика и еще недостаточно изучена. Изучение секретов необычайного биологического прогресса нематод — одна из важных проблем современной зоологии. Разработка научно обоснованных мер борьбы с паразитическими нематодами необходима для народного хозяйства.

КЛАСС КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA)

Общая характеристика. *Коловратками* называют своеобразную группу в основном пресноводных микроскопических животных типа Nemathelminthes. Коловратки — самые мелкие из многоклеточных животных (от 0,04 до 2 мм). Они поражают красотой, тонкостью организации, исключительным разнообразием движений (плавание, ползание, «шагание», неподвижное существование) и связанных с ними строения покровов тела и «домиков» (у сидячих форм), а также ресничного аппарата. У коловраток распространена колониальность.

Многообразие форм движения связано у коловраток с чрезвычайной специализацией ресничного вооружения и развитием поперечнополосатой мускулатуры, состоящей из отдельных тяжей. Тем более удивительна свойственная коловраткам малоклеточность при постоянстве клеточного состава. Эти особенности соответствуют столь же исключительной по многообразию реактивности коловраток на внешние раздражения. Характерно для коловраток разнообразие приспособлений к смене климатических условий, выражающееся в явлениях сезонного цикломорфоза, в многообразии половых циклов и в способности переходить в покоящееся состояние. Всеми этими особенностями коловратки резко выделяются не только среди низших беспозвоночных, но и вообще среди животных.

Коловраток стали изучать со времени изобретения микроскопа, т. е. с конца XVII в. Естествоиспытатели XVIII и начала XIX в. объединяли коловраток с простейшими, и только в 1817 г. Кювье впервые выделил коловраток в самостоятельную группу животных, объединенных им в раздел Radiata. Наиболее полное руководство по коловраткам написал Ремане и опубликовал в 1929 г., а в 1957 г. вышел подробнейший определитель коловраток Фойгта. В 1970 г. была опубликована замечательная работа Л. А. Кутиковой «Коловратки фауны СССР», в которой детально описаны виды большей части семейств этого класса, содержатся подробные данные по морфологии, экологии, распространению коловраток в нашей стране.

В настоящее время известно около 1500 видов коловраток, но ежегодно описываются все новые виды, и можно с уверенностью сказать, что всего на земном шаре имеется не меньше 2 тыс. видов. Класс *коловраток* делится на три отряда. Отряд Seisonidea содержит всего несколько видов, живущих на жабрах морского рачка Nebalia (рис. 289). Эти виды характеризуются тем, что размножаются всегда с оплодотворением. Самцы существуют постоянно наряду с самками. Они имеют два семенника. Все остальные органы такие же, как у самки. У самок два яичника, желточник отсутствует. У обоих полов коловращательный аппарат редуцирован. Отряд Bdelloidea, или *пиявковидные коловратки*, назван так потому, что они передвигаются, как пиявки. Их называют также Digononta, так как у них два яичника и два желточника. Самцов у этих видов нет. Размножаются исключительно партеногенетически. У многих видов выработалось замечательное приспособление к сохранению жизни при исчезновении воды. Они могут высыхать, впадая в анабиотическое состояние, т. е. в состояние скрытой жизни. У некоторых видов такая способность настолько резко закрепилась в процессе эволюции, что коловратки не могут уже существовать в водоемах без периодического их высыхания.

И наконец, отряд Monogononta, т. е. *однояичниковые*. У самок имеются один яичник и один

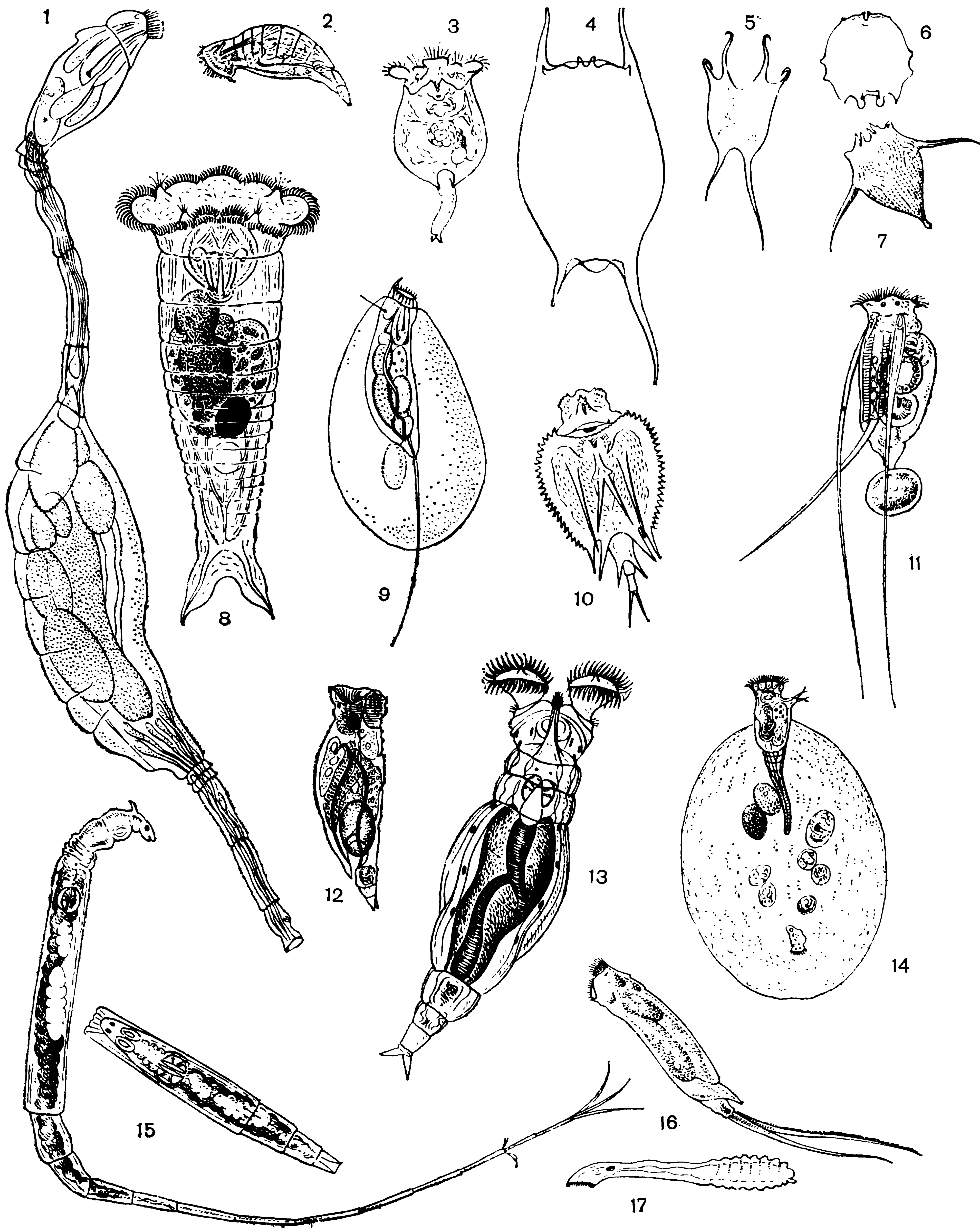


Рис. 289. Коловратки:

1 — Seison nebaliae Grube; *2* — Proales daphnicola; *3* — Brachionus rubens; *4* — очертание панциря Br. diversicornis; *5* — очертание панциря Br. gessneri; *6* — то же у Br. dolabratus; *7* — Notholca olchonensis; *8* — Synchaeta pachipoda; *9* — Trichocerca cylindrica; *10* — Macrochaetus collinsi; *11* — Filinia longiseta; *12* — Drilophaga delagei; *13* — Philodina brevipes; *15* — Rotaria neptunia; *14* — Conochiloides coenodasis (амфотерная самка с тремя амиктическими и пятью миктическими яйцами; *внизу* — только что вышедший самец); *16* — Monommata appendiculata; *17* — Lindia brotzkayae.

желточник. Самцы появляются спорадически, у многих видов даже не каждый год. Самцы сильно редуцированы, пищеварительная система у них отсутствует; у некоторых видов отсутствует и выделительная система; имеют один большой семенник. У большинства видов самцы в несколько раз меньше самок, живут 1—2 дня, в то время как жизнь самки в среднем продолжается 2—3 недели. Без самцов самки размножаются партеногенетически. С появлением самцов происходит двуполое размножение и у оплодотворенных самок формируются покоящиеся яйца, которые способны переносить неблагоприятные условия и из которых не сразу развивается коловратка.

У некоторых видов Monogononta ясно выражена г е т е р о г о н и я, т. е. чередование однополого размножения (партеногенетического) с двуполым, после чего все самки погибают, а сохраняются только покоящиеся яйца, из которых обычно через несколько месяцев, преимущественно зимних, выходят самки, начинающие новый цикл размножения. Но у многих видов двуполое размножение идет параллельно с однополым (смешанное размножение), и существование вида в активной форме с образованием покоящихся яиц не прекращается. Есть виды, занимающие как бы промежуточное положение в отношении размножения: в одном водоеме или в одном году они размножаются и партеногенетически и с оплодотворением, а в другом водоеме или в другом году однополое размножение полностью сменяется двуполым, или, наконец, размножение происходит только партеногенетическим путем в течение всего года.

Одняичниковые коловратки наиболее разнообразны и многочисленны. Многие их представители заслуживают особого внимания, так как в прудах, озерах, реках они часто значительно преобладают над всеми животными планктона, составляя до 99% от общего их числа, развиваясь временами в огромных количествах. В период массового развития в 1 см^3 воды может быть несколько сот экземпляров, и конечно, при таком количестве коловратки не могут не играть существенной роли в переработке органических веществ водоема. Они очищают воду, уничтожая массы бактерий, водорослей и детрита (разложившиеся остатки отмирающих животных и растений), которые им служат пищей. В то же время коловратки сами служат пищей другим организмам, и особенно только что вылупившимся из икры личинкам многих видов рыб. При искусственном рыборазведении вопрос о живых кормах специально для личинок рыб, когда наблюдается наибольший процент гибели молоди, стоит очень остро, и с этой точки зрения коловратки — одни из первых кандидатов на детальное, всестороннее изучение, особенно изучение их биологии, что до сих пор еще не сделано с такой полнотой, которая позволила бы в практических целях управлять их жизнью.

Внешнее строение. Наиболее типичными образованиями, по которым сразу можно отличить коловраток от других животных, являются к о л о в р а щ а т е л ь н ы й а п п а р а т и ж е в а т е л ь н а я г л о т к а — м а с т а к с. Коловращательный аппарат представляет собой совокупность различно расположенных на переднем конце тела ресничек, которые у некоторых видов располагаются по краям дисковидных выростов головы и своим биением, напоминающим мерцание спиц быстро вращающегося колеса, вызывают коловращение, за что они получили свое название. Коловраток называют также *ротатории* (от лат. «колесо» и «носить»). Этот ресничный аппарат служит для передвижения и захватывания пищи.

Мастакс — расширенная передняя часть пищеварительной трубки (глотки) со специальной мускулатурой, с железами и нервами. Внутри мастакса находится жевательный аппарат из твердых частей, называемых ч е л ю с т я м и.

Тело коловраток покрыто кожей, состоящей из двух слоев: г и п о д е р м ы, представленной живыми клетками, сильно вытянутыми и слившимися друг с другом, и, снаружи от них, к у т и к у л ы, образованной гиподермой. Кутикула может быть тонкой, мягкой и прозрачной у беспанцирных коловраток, но у многих видов она утолщается и твердеет, образуя панцирь. Он состоит или из пластинок, или из колец, или из спинного и брюшного щитков, которые соединены по бокам более тонкой кутикулой. Передний и задний отделы тела остаются мягкими.

Познакомимся подробнее с этими крошечными существами. Среди коловраток есть большие, хорошо заметные простым глазом виды, достигающие 2 мм. Некоторые из них образуют колонии, которые часто состоят из нескольких сотен экземпляров. Одна колония достигает в диаметре примерно 5 мм. Но есть и такие коловратки, которые среди всех многоклеточных животных являются самыми маленькими, имея в длину около 40—50 мкм (Ascomorpha minima). Это крайние величины. Подавляющее же большинство видов коловраток размером от 80 до 400 мкм.

Большинство коловраток бесцветны, но у многих видов отдельные части тела и полостная жидкость бывают окрашены. Так, Gastropus stylifer изумительно ярко окрашен в фиолетовые, синие и оранжевые цвета со многими оттенками; гиподерма и полостная жидкость этой коловратки розового цвета. У многих видов пищеварительный канал часто бывает окрашен в зеленый, бурый, желтый цвет в зависимости от заглоченной пищи и стадии ее переваривания. Часто запасы питательных веществ сохраняются в виде красных и желтых жировых капель.

Форма тела коловраток очень разнообразна. Среди плавающих встречаются виды, имеющие форму мешка, или почти круглой пластинки, или волчка; часто встречаются коловратки, «закованные» в панцирь, словно в средневековые латы, причудливой формы, с шипами, колючками, выступами. Есть такие виды коловраток, которые имеют придатки, позволяющие им делать прыжки. Эти придатки могут быть или широкие, напоминающие руки (рис. 289), или довольно узкие, зазубренные, словно пильчатые ножи (цв. табл. 49), или тонкие, как хлысты. У многих видов коловраток вокруг тела образуются футляры, чехлики, домики, которые служат им как защитные образования. Прикрепленные коловратки не могут активно избежать опасности и спасаются от врагов, целиком втягиваясь в домик и закупориваясь свернутым коловращательным аппаратом, словно пробкой. Чрезвычайно разнообразны сооружаемые коловратками постройки. У одних имеется совершенно прозрачный, почти невидимый футляр из студенистого вещества, выделенного кожей, у других этот футляр хорошо заметен.

Бывают домики плотные, бутылкообразные (рис. 290); у одних видов к липким наружным стенкам футляра приклеиваются посторонние частицы (рис. 290,*1*), у других сооружаются трубки из мягких частей ила (рис. 290, *3*), из плотных шариков или колец (рис. 290, *4* и *6*). Домики и футляры защищают не только коловратку, но также и откладываемые ею яички. Вполне сформированная личинка, развившись в домике, покидает его и после недолгого плавания посредством выделений железок ноги прикрепляется к какому-либо предмету и начинает сооружать вокруг себя собственное «помещение». Прослежено, как строит свой домик-трубу молодая самка *флоскулярии* (рис. 290, *4*). Молодые флоскулярии часто прикрепляются к материнскому домику, образуя целые гроздья трубок. Стенки трубки сооружаются из одинаковой величины шариков, состоящих из экскрементов коловратки, смешанных с посторонними частицами. Для изготовления таких шариков флоскулярия имеет так называемый «пилюльный» орган, который представляет собой углубление, выстланное ресничками и лежащее под лопастью коловращательного аппарата; на дне углубления открывается проток железы, выделяющей секрет, склеивающий материал для шариков. Этот материал под действием токов воды, вызванных мерцанием ресничек, все время крутясь на одном месте, уплотняется и округляется. Затем коловратка, изгибая коловращательный аппарат, приклеивает готовый шарик в точно определенное место среди уже прикрепленных ранее шариков, и в конце концов тело коловратки окружается изящной и прочной трубкой.

Разнообразны и чрезвычайно красивы нежные коловращательные аппараты прикрепленных коловраток: то в виде верши с неподвижными щетинками, сидящими на длинных пальцевидных выростах или на лопастях с булавовидными окончаниями (цв. табл. 49, *12*, *8*), то в виде сердцевидных пластинок или колесиков (рис. 290, *6*), одного или двух (рис. 290, *2*), или реснички располагаются на четырехлопастных выростах (рис. 290, *4*).

У коловраток с мягкой кожей наблюдается большое разнообразие формы тела. Это объясняется изменчивостью по физиологическим причинам: наполнен или опорожнен желудок, имеются ли в наличии или отсутствуют развивающиеся яйца в яичнике и каково их количество, плавает или ползает коловратка, соскабливает ли пищу и т. п. У видов с панцирем часто очень изменчивы шипы, особенно их длина. В разное время года и в разных водоемах один и тот же вид имеет разную форму панциря, например Keratella quadrata, Brachionus calyciflorus встречаются с длинными задними шипами, с короткими и совсем без шипов. Червеобразная форма тела ползающих коловраток может считаться наиболее примитивной.

Когда коловратка не сжата, обычно ясно видно что ее тело делится на четыре отдела — голову, шею, туловище и ногу. Такое расчленение тела коловратки то в более четком, то в менее четком виде можно принять как типичное для всего класса. Это расчленение осуществляется наружными перетяжками кожи, создавая впечатление сегментации тела, но эта сегментация не имеет ничего общего с истинной сегментацией высших червей и членистоногих, которая обусловлена наличием внутренних перегородок. У коловраток таковых не имеется. Ложная кольчатость коловраток вызывается утончением кожи в определенных местах, которое позволяет телу быть подвижным и при помощи специальных мышечных тяжей втягивать один сегмент в другой. В силу этого голова и шея, а у многих и нога могут втягиваться в туловище. Коловратки, имеющие панцирь, таким способом прекрасно защищаются от своих врагов подобно черепахам; не имеющие панциря втягиванием переднего и заднего конца тела превращают себя в неподвижный компактный комочек, значительно менее уязвимый, чем когда коловратка бывает в вытянутом состоянии. На голове у коловраток находится самый замечательный для них орган — коловращательный аппарат, затем органы чувств, начало пищеварительной и выделительной систем и у многих своеобразный ретроцеребральный орган. Коловращательный аппарат очень разнообразен не только у прикрепленных коловраток, что уже было отмечено. Наиболее простое устройство его мы находим у Notommatidae, Dicranophoridae и Lindiidae, где одинаковой длины реснички

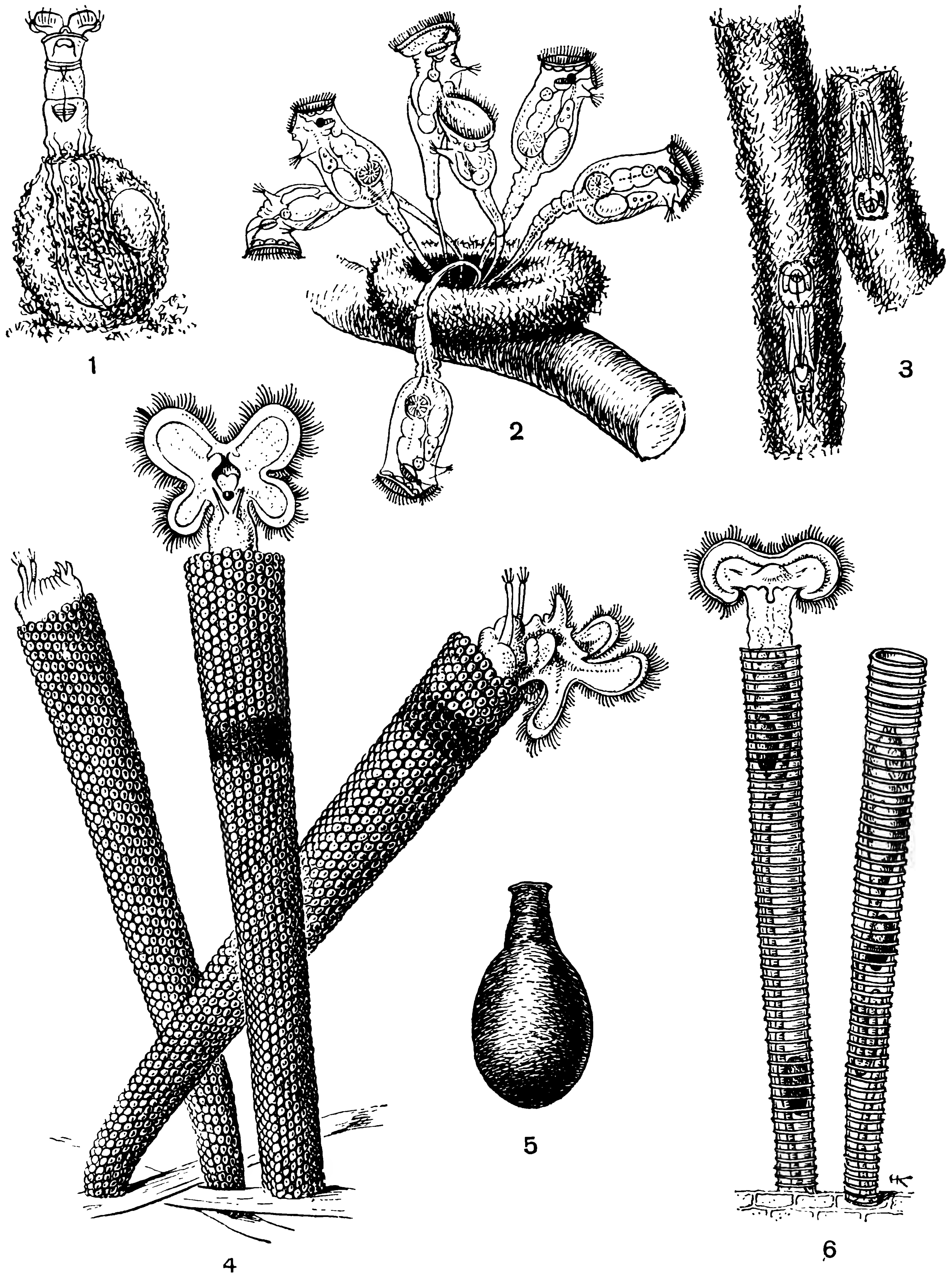


Рис. 290. Домики коловраток:

1 — Habrotrocha visa; *2* — Ptygura tihanyensis; *3* — Cephalodella forficula; *4* — Floskularia ringens; *5* — Habrotrocha angusticollis; *6* — Limnias melicerta.

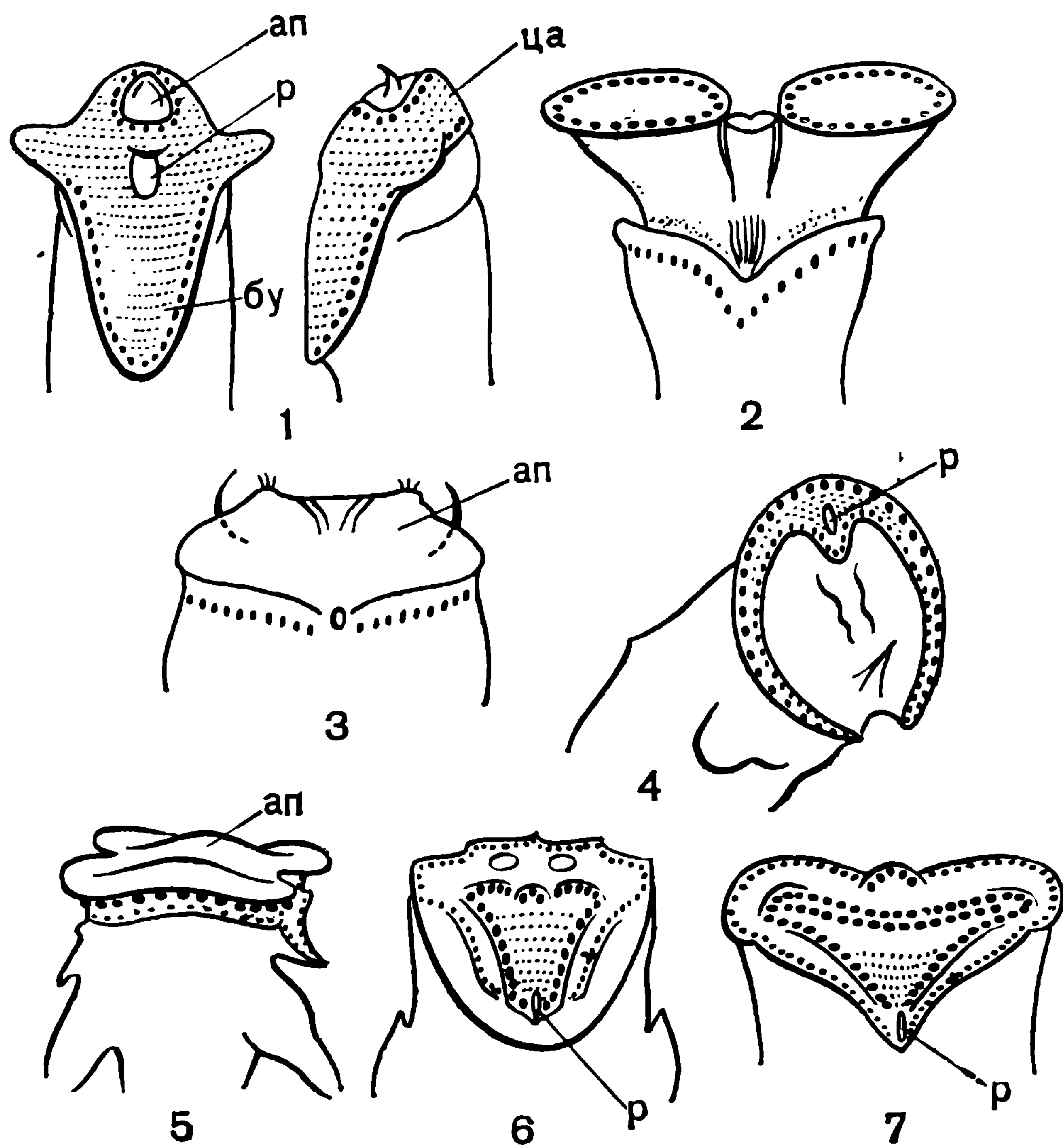


Рис. 291. Схема основных типов коловращательных аппаратов:

1 — Notommata (вид снизу и сбоку); *2* — Bdelloidea; *3* — Asplanchna; *4* — Conochilus; *5* — Hexarthra; *6* — Euchlanis; *7* — Epiphanes; **ап** — апикальное поле; **р** — рот; **бу** — буккальное поле; **ца** — циркумапикальный, ресничный, пояс. Крупные точки обозначают реснички трохуса, мелкие — цингулюма.

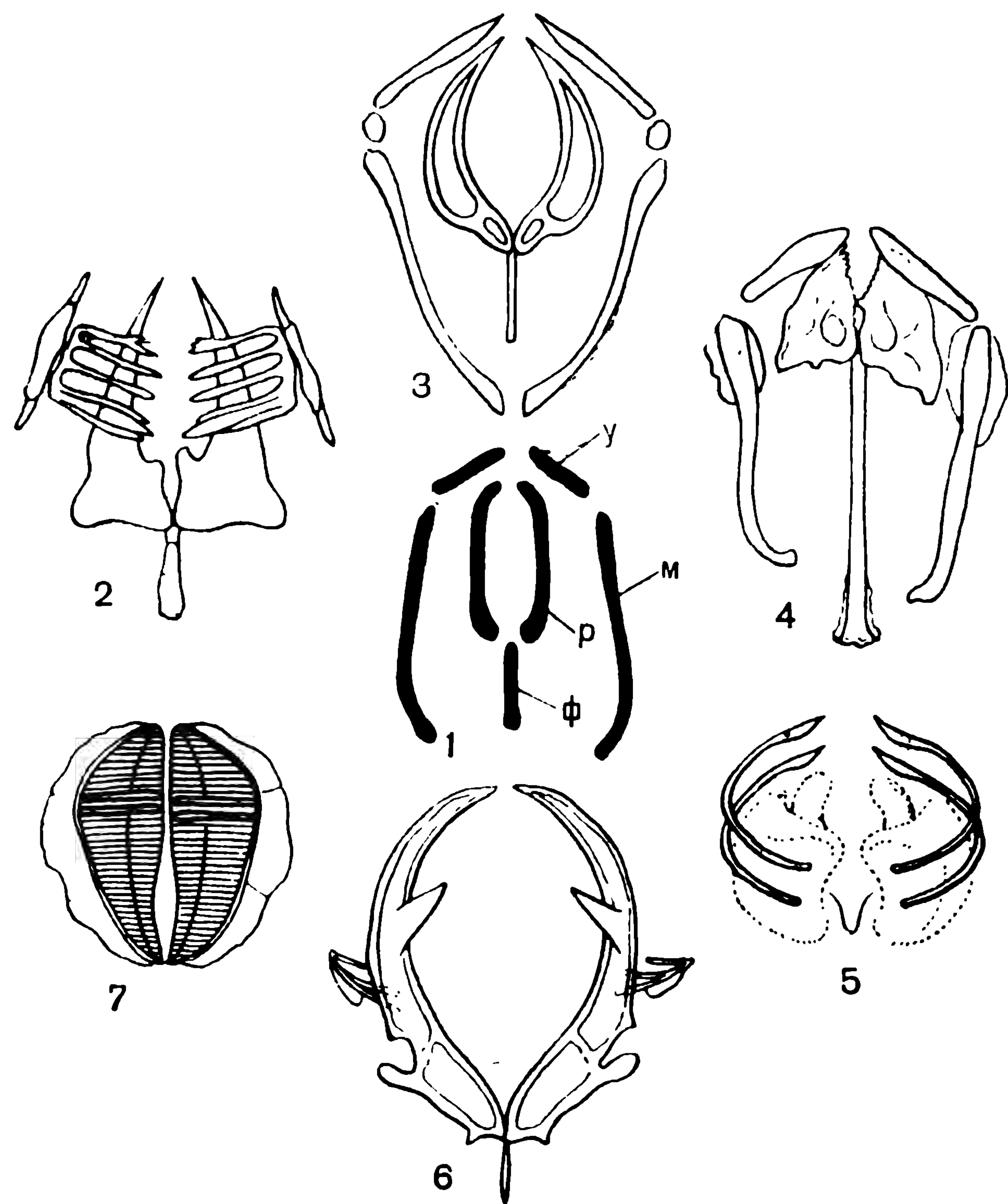


Рис. 292. Основные типы челюстного аппарата коловраток:

1 — общая схема аппарата; **у** — ункус (крючок); **м** — манубриум (рукоятка), ункус и манубриум вместе образуют маллеус (молоточек); **р** — рамус (ветвь) и **ф** — фулькрум (подпорка) образуют инкус (наковальня); *2* — маллеатный у Dapidia; *3* — форципатный у Encentrum; *4* — виргатный у Notommata copeus; *5* — унцинатный у Collotheca; *6* — инкудатный у Asplanchna; *7* — раматный у Bdelloidea.

образуют вокруг ротового отверстия ресничное (буккальное) поле и отходящий от него кольцевой ресничный (циркумапикальный) пояс, окаймляющий теменное (апикальное) поле, лишенное ресничек. По верхнему краю ресничного пояса над ротовым отверстием расположен ряд массивных ресничек, образующих надротовое кольцо — трохус. Такого же типа ресничное кольцо имеется и на нижнем крае пояса под ротовым отверстием, называемое цингулюм. Изменение в расположении ресничек и их количества в этих кольцах и в конфигурации выростов головы, где они располагаются, в основном и создает большое разнообразие типов коловращательного аппарата (рис. 291), а в связи с этим и большое разнообразие в характере движения коловраток и в способе захватывания пищи.

Пищеварительная система. Способ питания. В полости тела находятся внутренние органы. Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, находящимся в середине ресничного поля коловращательного аппарата, часто в воронкообразном углублении, выстланном ресничками. Ротовое отверстие ведет в глоточную трубку и в ее расширенную часть — мастакс. В мастаксе находятся челюсти, состоящие из плотных кутикулярных образований — наковальни (инкус) и двух молоточков (маллеус, рис. 292). Наковальня состоит из непарной подпорки (фулькрум) и двух ветвей (рамус), молоточек слагается из рукоятки (манубриум) и крючка (ункус). Несмотря на единую схему строения, у разных видов отдельные части челюстей очень различны и служат хорошим признаком для определения вида (рис. 292, *2—7*).

Глотка продолжается в пищевод, впадающий в желудок. Желудок представляет собой у большинства коловраток объемистый мешок, который занимает большую часть полости тела. В него впадают протоки парных пищеварительных желез, обычно лежащих по бокам переднего края желудка. Желудок, сужаясь, переходит в кишку, выстланную длинными ресничками, в то время как они в желудке короткие. Кишка оканчивается анальным отверстием, лежащим на спинной стороне тела. Несколько выше него в кишку впадают протоки выделительной системы и яйцевод, поэтому эта часть кишки называется клоакой. Ряд коловраток не имеет кишки и анального от-

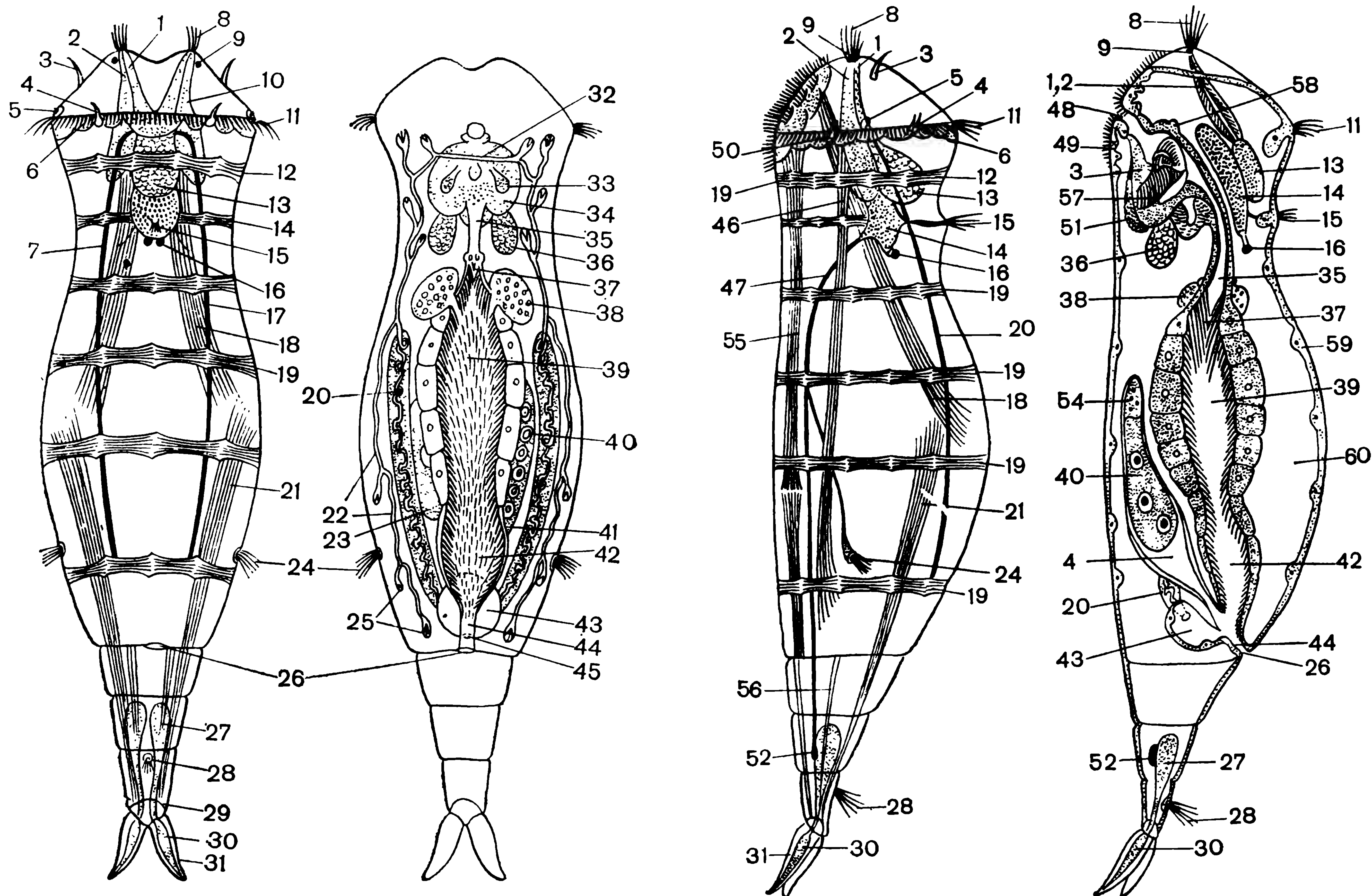


Рис. 293. Схема строения коловратки из отряда Monogononta.

Вид со спинной стороны (*слева*) и сбоку (*справа*): *1* — проток ретроцеребрального органа; *2* — проток субцеребральной железы; *3* — наружное теменное щупальце; *4* — спиннобоковая чувствительная мембранелла коловращательного аппарата; *5* — боковой орган чувств с боковым глазком и ресничной ямкой; *6* — утолщение гиподермы под коловращательным аппаратом; *7* — корешок главного спинного нерва; *8* — внутреннее теменное щупальце; *9* — лобный или теменной глазок; *10* — подмозговая железа; *11* — циркумапикальный ресничный пояс; *12* — мускул-сжиматель переднего конца тела; *13* — ретроцеребральный мешок; *14* — мозг; *15* — спинное щупальце; *16* — мозговой глазок; *17* — спинной главный нерв; *18* — передний спинной мускул-втягиватель; *19* — безъядерный кольцевой мускул; *20* — железистая часть протонефридия; *21* — задний спинной мускул-втягиватель; *22* — капиллярная часть протонефридия; *23* — яйцо; *24* — боковое (латеральное) щупальце; *25* — пламенковые клетки протонефридия; *26* — анальное отверстие; *27* — ножная клейкая железа; *28* — ножное щупальце; *29* — диафрагма пальцев; *30* — резервуар ножной железы; *31* — палец; *32* — анастомоз Гексли; *33* — спинная слюнная железа; *34* — мастакс; *35* — передняя часть пищевода без ресничек; *36* — передняя брюшная слюнная железа; *37* — задняя часть пищевода с ресничками; *38* — желудочная (пищеварительная) железа; *39* — желудок; *40* — желточник; *41* — яйцевод; *42* — кишка; *43* — мочевой пузырь; *44* — клоака; *45* — отверстие мочевого пузыря в клоаку; *46* — боковой мускул-втягиватель; *47* — главный брюшной нерв; *48* — ротовое отверстие; *49* — утолщение гиподермы под буккальным (ротовым) полем; *50* — боковая брюшная чувствительная мембранелла коловращательного аппарата; *51* — ганглий мастакса; *52* — ножной ганглий; *53* — мастакс; *54* — яичник; *55* — брюшной мускул-втягиватель; *56* — малый мускул ноги; *57* — подпорка (фулькрум); *58* — спинные органы чувств глотки; *59* — гиподерма; *60* — полость тела.

верстия (Asplanchna, Ascomorpha), и вся система заканчивается желудком; непереваренные остатки пищи выбрасываются через ротовое отверстие.

Коловратки питаются водорослями, бактериями и детритом, кроме того, есть хищники, питающиеся животными — простейшими и коловратками, которые значительно меньше хищника, но хищники могут питаться и водорослями. Подавляющее большинство коловраток полифаги, т. е. мало ограниченные в своем выборе пищи, но есть и монофаги, т. е. такие, которые питаются только определенной пищей, например детритом, или только определенным видом водоросли. По способу захватывания пищи коловраток можно распределить по следующим группам: 1 — коловратки, которые захватывают пищу, привлекая ее в ротовую воронку токами воды, вызванными мерцанием ресничек коловращательного аппарата; 2 — свободноплавающие хищники, которые, помимо водорослей, пригнанных ресничками, активно хватают живые организмы челюстями, высовывая их наружу, или, проколов жертву, высасывают ее соки; 3 — коловратки, использующие своеобразный коловращательный аппарат с длинными неподвижными ресничками наподобие верши как ловчий аппарат.

Нервная, выделительная и половая системы. Нервная система коловраток (рис. 293) состоит из мозга, лежащего над глоткой в головном отделе (мозговой ганглий), ганглиев мастакса и ноги, мелких ганглиев, разбросанных по многим местам тела, и нервов, отходящих от мозга,

связывающих ганглии и идущих к органам чувств и мускульным тяжам. Органы чувств представлены глазами и щупальцами. Глаза — красные или черные пигментные пятна. У некоторых видов перед пятном имеется линза (светопреломляющее тельце). У большинства коловраток один «затылочный» глаз, лежащий вблизи мозга; у многих по два глаза по бокам головы; есть «лобные» глаза; у некоторых пиявковидных коловраток глаза находятся на хоботке; часть видов коловраток совсем лишена глаз, а у прикрепленных форм глаза имеют только молодые особи. Щупальца представлены особыми клетками с чувствительными щетинками, ресничками или сосочками. Они многочисленны в коловращательном аппарате; на спинной стороне находится одно дорзальное щупальце, у некоторых видов очень длинное; по бокам тела лежат латеральные щупальца; есть щупальца в полости глотки и ножные щупальца. Щупальца выполняют функции органа осязания, статического чувства и восприятия химических раздражений.

Над мозгом у многих видов коловраток, но далеко не у всех, имеется орган неизвестного значения, называемый ретроцеребральным, т. е. органом «напротив мозга». Он состоит из довольно большого мешка, часто заполненного черными крупными зернами, и лежащих по бокам его двух субцеребральных желез. У некоторых видов имеются выводные протоки этого органа, открывающиеся на тыльной стороне головы. Этот загадочный орган по происхождению относится к кожным железам (рис. 293).

Выделительная система представлена типичными протонефридиями (рис. 293). В полости тела по бокам проходят каналы, начинающиеся в голове и открывающиеся в пульсирующий мочевой пузырь, представляющий собой у некоторых видов расширенную клоаку, у других — расширенные концы каналов. Содержимое пузыря выделяется в клоаку. У некоторых видов в голове боковые каналы соединяются посредством анастомоза Гексли. В боковые каналы, которые представляют железистую часть протонефридиев, впадают замкнутые капиллярные трубки, дающие веточки, оканчивающиеся терминальными клетками с ресничками внутри их просвета. Таких клеток с «мерцательным пламенем» у каждого вида свое количество, может быть от 3 до 50 с каждой стороны. При сильном увеличении микроскопа у прозрачных коловраток хорошо видно мерцание ресничек терминальных клеток. Эти клетки втягивают в себя из полостной жидкости вредные продукты обмена и выводят их через боковые каналы наружу. Помимо этого, выделительная система выполняет функцию регулятора осмотического давления и функцию дыхания, пропуская воду, попадающую в полость тела через пищеварительную систему.

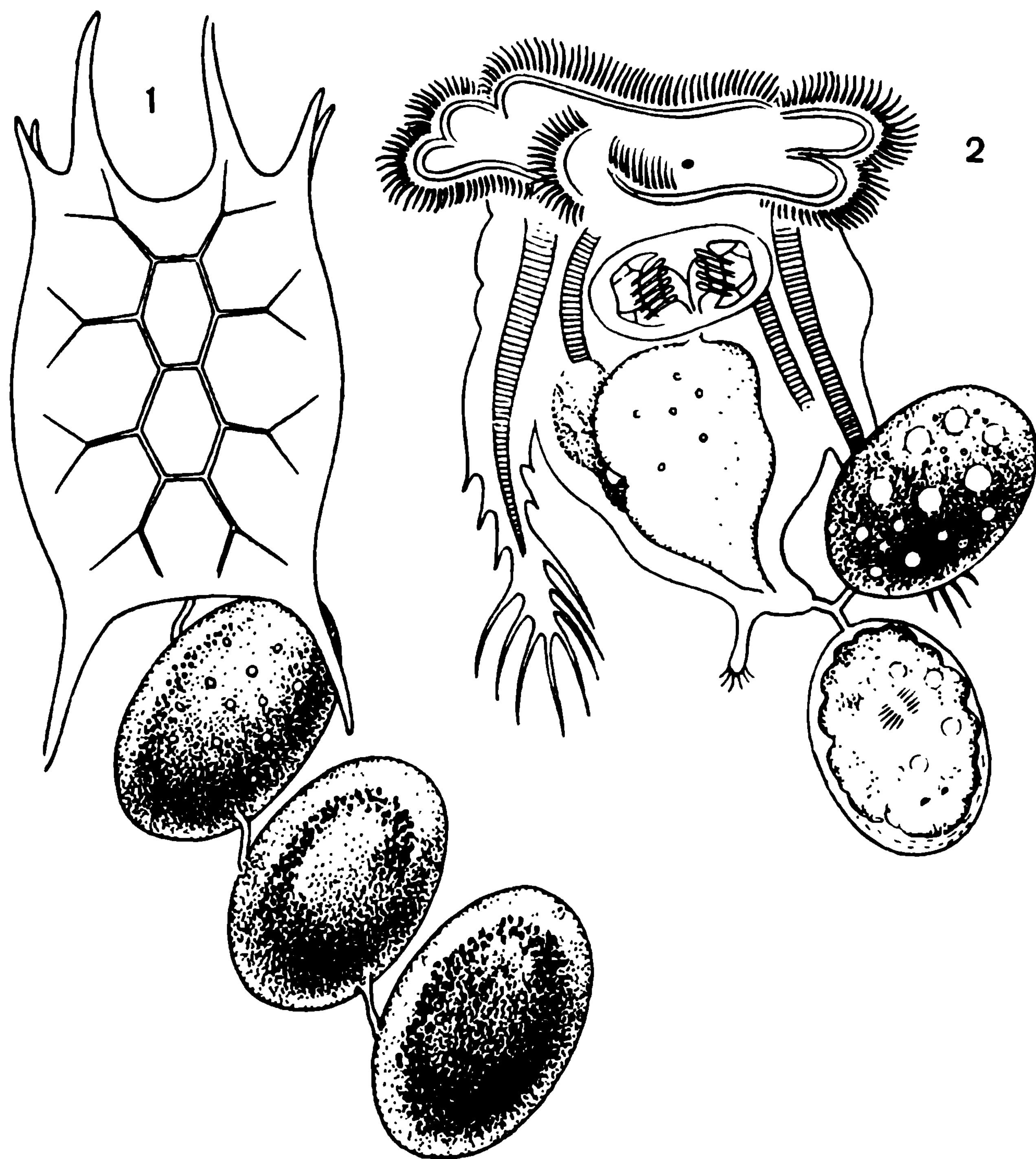


Рис. 294. Keratella quadrata (*слева*) и Hexarthra mira (*справа*):

1 — отложенные амиктические яйца связаны между собой, верхнее прикреплено к самке; 2 — отложенные амиктические яйца прикреплены к веточкам раздвоенного стебелька.

Половая система самки, относящейся к отряду Monogononta, состоит из яичника, желточника и яйцевода, открывающегося в клоаку (рис. 293). При рассматривании коловратки под микроскопом виден очень большой желточник с крупными ядрами, лежащий рядом с желудком. У разных видов он имеет различную форму — овальную, круглую, подковообразную, лентовидную и даже лапчатую. Его назначение — снабжать питательными веществами яйцеклетки. Яичник представляет собой скопление мельчайших ооцитов, имеющих в диаметре 1—5 мкм, лежащих на желточнике или даже погруженных в него. По мере роста ооциты передвигаются к яйцеводу и на этом пути получают питательные вещества из желточника через временное отверстие или своеобразную трубку в оболочке яйца. Желточник вместе с яичником одеты общей оболочкой, продолжение которой образует трубку — яйцевод, впадающий в клоаку. Большинство видов коловраток откладывает яйца, только немногие — живородящие; у них развитие яйца происходит в теле матери. У многих планктонных коловраток отложенные яйца остаются прикрепленными к основанию ноги матери при помощи стебелька, образованного слизистым выделением ножных желез, как это хорошо видно на рисунке 294. Обыч-

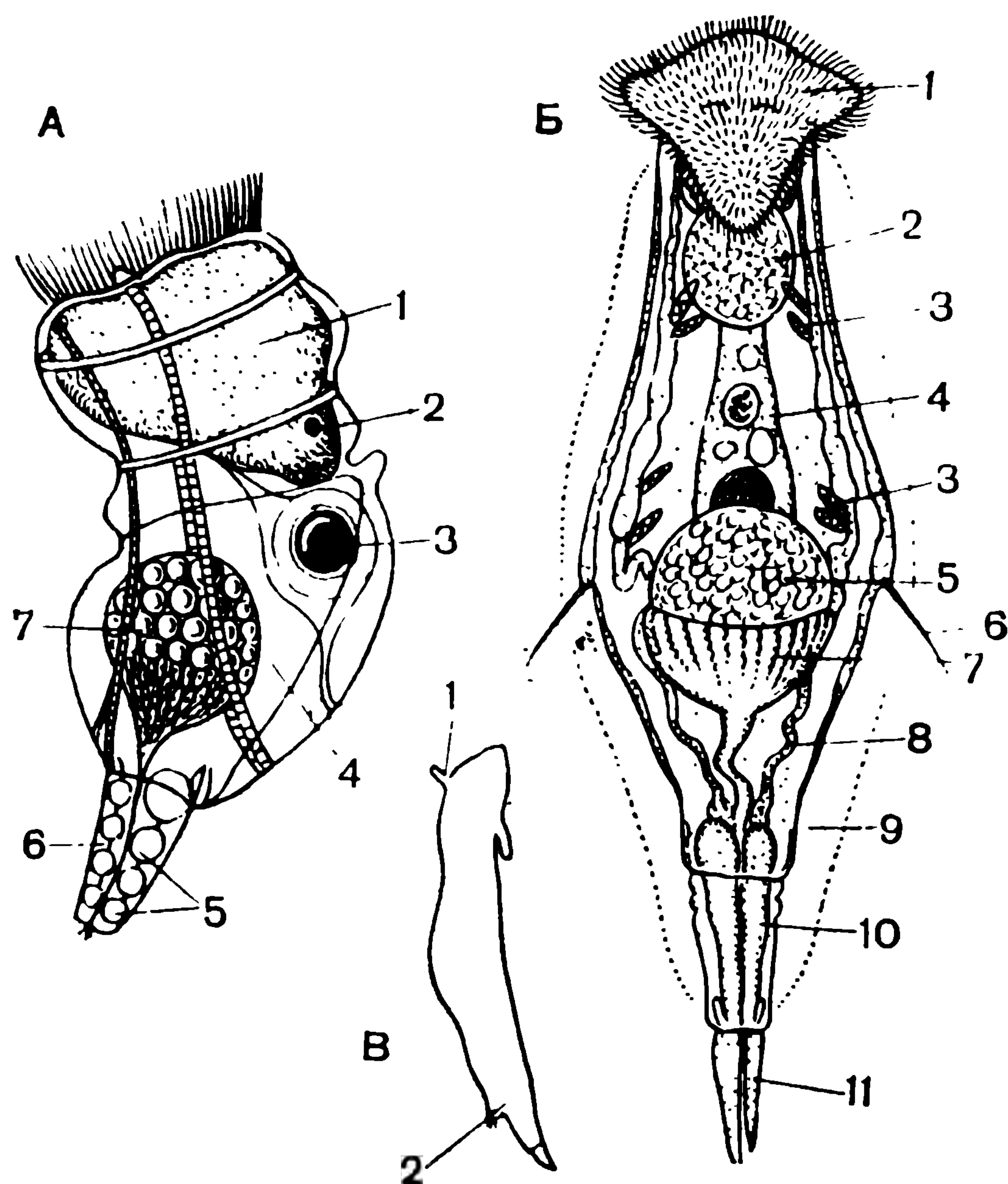


Рис. 295. Строение самцов коловраток.

А — Keratella quadrata: *1* — мозг; *2* — глазок; *3* — жировая капля; *4* — рудимент панциря; *5* — железы копулятивного органа; *6* — копулятивный орган; *7* — семенник. *Б* — Notommata copeus (вид с брюшной стороны): *1* — ресничное поле; *2* — ретроцеребральный орган; *3* — пламенковые клетки протонефридия; *4* — рудимент пищеварительного канала; *5* — семенник; *6* — боковое щупальце; *7* — предстательная железа; *8* — канал протонефридия; *9* — слизистая оболочка вокруг тела; *10* — ножная железа; *11* — палец. *В* — N. copeus, вид сбоку: *1* — спинное щупальце; *2* — копулятивный орган.

но каждое яйцо имеет стебелек, но иногда у некоторых видов стебельки связывают несколько яиц и самки таскают их за собой как цепочку. Бывают случаи, что один стебелек делится на две веточки и на каждой подвешено по яйцу. В таком прикрепленном состоянии яйца развиваются во время плавания матери. После выхода из яйца молодой особи пустая скорлупка еще долго путешествует с коловраткой. Другие планктонные виды выпускают яйца прямо в воду, оболочка этих яиц покрыта длинными тонкими щетинками, что позволяет им парить в воде; при беглом взгляде такие яйца очень напоминают солнечников. Некоторые виды коловраток приклеивают яйца к растениям или к панцирю других коловраток или рачков. Покоящиеся яйца у большинства видов тоже откладываются, но есть виды, у которых они остаются в полости тела матери и освобождаются только после ее смерти, когда труп уничтожится инфузориями и бактериями. Половая система самца (рис. 295) состоит из большого семенника — половой железы, вырабатывающей мужские половые клетки — сперматозоиды, дополнительных (предстательных) железок, выводного протока и копулятивного органа. У большинства коловраток самцы рождаются уже с вполне развитыми сперматозоидами. Сперматозоиды относительно крупные, состоят из головки и вибрирующего хвостика; их немного, наибольшее число (около 300) известно у Asplanchna. У многих видов семенник подвешен на широкой ленте, которая является рудиментом пищеварительного канала. У самцов некоторых видов планктонных коловраток на спинной стороне, примерно в середине тела, лежит крупная жировая капля, которая препятствует вращательному движению самца вокруг оси тела. Самцы плавают прямо и по сравнению с самками очень быстро. Самцы живут не больше двух суток, ведь они ничего не едят, расходуя за короткую жизнь те питательные вещества, которые им достались от матери. Наиболее активны они в первые часы после вылупления. Процесс копуляции, т. е. передачи сперматозоидов самке, у некоторых видов происходит через клоаку, у других — через любое место тела самки; в последнем случае у самцов над копулятивным органом имеется присасывательная чашечка, которой самец прикрепляется к самке. Очень вероятно, что имеющиеся в нижнем отделе семенника стилетовидные клетки, которые рассматриваются как второй вид сперматозоидов, служат для прокалывания кожи самки во время копуляции. При таком способе осеменения сперматозоиды попадают в полость тела самки и активно проникают в яичник, отбрасывая хвост, остающийся в полостной жидкости. Оплодотворение происходит в яичнике. Число клеток, из которых состоит все тело коловраток, как у круглых червей, небольшое и постоянное. Так, у Epiphanes senta тело состоит из 959 клеток, у Asplanchna — из 900. Постоянство клеточных элементов обусловлено тем, что после эмбрионального развития клетки уже не делятся. Из яйца выходит коловратка значительно меньших размеров, чем взрослая; в течение одного-двух дней происходит ее рост, во время которого клетки не размножаются, а только растягиваются и во многих тканях сливаются, образуя с и н ц и т и й.

Способ движения. Колониальность. По способу движения коловраток можно сгруппировать следующим образом. К п е р в о й г р у п п е относятся только плавающие формы (Asplanchna, Synchaeta, Keratella и др.). Эти типично планктонные животные всю жизнь проводят в толще воды, находясь в непрерывном движении. Характер движения у большинства планктонных коловраток очень своеобразный: они плывут, вращаясь вокруг собственной оси, вперед по винтовой линии. Только немногие виды передвигаются без вращательного движения — одни вперед головой, например Asplanchna (цв. табл. 49, *6*), другие вперед ногой, например Conochiloides (рис. 289, *14*). При сравнении с другими микроскопическими животными, которые передвигаются тоже при помощи ресничек (*инфузории, турбеллярии*), медленнее всего оказывается дви-

жение коловраток. Эта медлительность позволяет коловратке во время движения питаться, захватывать ресничками пищевые частицы, взвешенные в воде. Чрезвычайно интересно, что виды, плавающие очень быстро (Brachionus bennini), для отыскания пищи выпускают длинную нить из затвердевающей в воде слизи ножных желез, которая, зацепившись за что-либо, останавливает коловратку, как на якоре. Во время такой стоянки коловратка отфильтровывает пищевые частицы, что трудно делать при быстром движении, особенно при небольшом количестве пищи в данном водоеме. Через 1—2 мин коловратка резким движением ноги отрывает нить и быстро уносится на другое место, выделяя новую нить, и т. д. Есть данные, обнаруживающие связь между длиной нижних шипов у Brachionus calyciflorus и количеством пищи в окружающей воде. При небольшой концентрации кормовой взвеси шипы длиннее, и наоборот. По-видимому, длинные шипы являются как бы тормозами, которые замедляют движение коловратки и облегчают отфильтровывание пищевых частиц. Таким образом, эти данные дают возможность рассматривать явление ц и к л о м о р ф о з а (периодическое изменение формы тела, в данном случае изменение задних шипов панциря) как приспособление для лучшего улавливания пищи. Многие из плавающих коловраток способны делать прыжки, которые не являются нормальным способом движения, а представляют собой защитное приспособление. Внезапные довольно длинные прыжки, резко меняющие направление движения, значительно содействуют спасению от врагов, охотящихся за коловратками,— хищных рачков, личинок комаров и других мелких хищников.

В т о р у ю г р у п п у, наиболее многочисленную, образуют коловратки, которые и ползают, и плавают, и временно прикрепляются к какому-либо предмету. Сюда относятся виды, живущие в береговой зоне различных водоемов от больших глубин до прибрежных песчаных отмелей. В этой группе можно встретить самые разнообразные формы движения. Есть много видов, которые большей частью плавают и только временно прикрепляются ногой к предметам (многие Brachionidae, Testudinella, Euchlanis, Lepadella и др.). Это типичные формы береговых зарослей. У донных форм преобладает ползающее движение. У Notommatidae — путем главным образом скольжения при помощи ресничек коловращательного аппарата, расположенных вокруг рта; у Bdelloidea ползающее движение осуществляется ногой и хоботком, находящимся на голове. Это ползание происходит при втянутом коловращательном аппарате следующим образом: хоботок своей конечной чашечкой с ресничками прикрепляется к какому-либо предмету, затем конец вытянутой ноги подтягивается к хоботку и клейкими выделениями желез фиксируется, после чего хоботок отрывается, тело вытягивается на всю длину и хоботок снова прикрепляется, а нога вновь подтягивается и т. д. Так осуществляется «шагающее» движение, как у пиявки или гусениц пяденицы. Виды, живущие во влажном песке, мху и в почве, передвигаются ползанием и только редко, при попадании в места, где много воды, плавают; возможно, некоторые вообще лишены способности плавать, например Lindia (рис. 289, *17*). Есть песчаные коловратки, имеющие на голове длинные щетинки, которые помогают лазить им между песчинками. И наконец, многие коловратки перешли к сидячему образу жизни, они плавают только несколько часов по выходе из яйца, а затем прикрепляются обычно к веточке какого-либо водяного растения. Шея имеется у многих коловраток, особенно хорошо она выражена у морских Seisonidae (рис. 289, *1*), у Lindia (рис. 289, *17*) и у пиявковидных коловраток (рис. 290, *1*).

Н о г о й у коловраток называется та часть тела, которая находится ниже анального отверстия. Ее строение также очень разнообразно и в значительной степени определяет образ жизни коловратки. Нога оканчивается или пальцами, на конце которых открываются протоки специальных ножных желез, выделяющих клейкий секрет, или пластинкой с отверстиями для протоков этих желез, или, наконец, пучком ресничек. Значительную вытянутую и сильно кольчатую ногу имеют пиявковидные коловратки. У многих из них при сокращении ноги ее членики вдвигаются один в другой, как колена подзорной трубы. Особенно резко это сходство выражено у Rotaria neptunia (рис. 289, *15*), у которой членики ноги очень длинные. У Notommatidae нога тоже членистая, но значительно короче, так как имеет меньшее количество члеников. Notommatidae также имеют на конце ноги пальцы и клейкие железы, что обеспечивает им ползающее движение или скольжение, причем в последнем случае нога служит рулем. У многих плавающих видов (Asplanchna, Keratella, Filinia, Pompholyx и др.) нога совсем отсутствует, а у тех, у которых она имеется, выполняет функцию руля, например широкие пальцы Euchlanis, Cephalodella. У некоторых из плавающих нога или ее пальцы снабжены сильными тяжами поперечнополосатой мускулатуры, позволяющими животным делать резкие прыжки (Monommata, рис. 289, *16*, Scaridium, Eudactylota), как это проделывают виды, имеющие специальные прыгательные придатки. У прикрепленных коловраток нога длинная, может сильно сокращаться и втягивать все тело в домик, в котором они живут; пальцы не развиты. Только что вылупившаяся из яйца коловратка прикрепленных видов на конце ноги имеет пучок ресничек, а в самой ноге массивные клейкие железы, при помощи которых она прикрепляется к суб-

страту. Многие виды из этой группы коловраток образуют колонии, одни прикрепленные, другие плавающие. Способность образовывать колонии появилась только с переходом к неподвижному существованию. В образовании колонии большую роль играет нога коловратки. У Lacinularia flosculosa прикрепленная колония формируется из свободноплавающих молодых особей, выходящих из материнской колонии, где они вылупляются из яиц, отложенных в студенистую массу. Эти молодые особи держатся вместе, образуя скопление, которое находится все время в движении и меняет свою форму, то сжимаясь в виде клубка, то растекаясь в виде ленты. Вскоре отдельные коловратки начинают сцепляться ресничками конца ноги и склеиваться секретом ножных желез, образуя пачки, состоящие из небольшого количества особей. Такие пачки начинают прикрепляться к субстрату одна возле другой и, выделяя большое количество студенистого вещества, образуют новую прикрепленную колонию. В период массового размножения колонии ляцинулярии состоят более чем из 2500 особей. Ножные железы, массивные у молодых, у взрослых редуцируются, так как они уже выполнили свое назначение. Несколько иначе образуются плавающие колонии у Conochilus unicornis. Молодые коловратки, вышедшие из яиц, находящихся также в студенистой массе колонии, не покидают материнской колонии, а остаются в ней, увеличивая число особей примерно до 25 экземпляров, сконцентрированных в одном центре. Вновь появляющиеся коловратки, склеиваясь ногами, образуют внутри этой же колонии новые центры, распадающиеся в дальнейшем на новые самостоятельные колонии; происходит как бы почкование их. Необычайно оригинально формируется колония у свободноплавающей коловратки Lacinularia ismailoviensis [1]. Ее колония яйцевидной формы с центральной осью, вокруг которой расположено большое количество (несколько сот) самок. Здесь резко выражены два полюса — один, где сосредоточены взрослые, обычно уже половозрелые особи с отложенными ими яйцами, и второй — на противоположном конце, где находятся только молодые особи, причем в точке, расположенной по прямой линии от конца оси к периферии, находится самая молодая особь, с еще не окончательно развитым коловращательным аппаратом и еще не достигшая размеров взрослой. Между этими полюсами располагаются самки промежуточных стадий развития и роста. Такое закономерное распределение коловраток по возрасту обусловлено своеобразной миграцией самки, только что вылупившейся из яйца, лежащего у ноги матери. Она пробирается через студень колонии на его поверхность, затем пиявковидным движением переползает по студню к противоположному полюсу колонии и точно против оси прикрепления проникает ногой между другими коловратками к центру колонии, где и прикрепляется. По-видимому, проникновение молодой коловратки в определенном месте к центру колонии объясняется тем, что только в этом месте студенистая масса колонии доступна для проникновения через нее, так как находящаяся здесь молодь еще не успела выделить всего секрета своих ножных желез, а выделенный не успел еще уплотниться. Обычно такие колонии медленно двигаются, плавно катясь как шарики. Но часто встречаются колонии с дисгармоничным движением. Они передвигаются не как единое целое, без неуловимых движений отдельных особей, как это имеет место у нормальных. Особи такой колонии обнаруживают порывистые беспрестанные сокращения всего тела, направленные к преодолению сопротивления движению колонии, которое вызывают отмирающие и иногда уже умершие коловратки на полюсе «стариков». Колония L. ismailoviensis образуется только однажды основательницей, вышедшей из покоящегося яйца, за счет своих дочерних и внучатых особей, прикрепляющихся ногами у ноги основательницы. В дальнейшем происходит лишь постепенное обновление этой колонии — старые коловратки на одном конце отмирают, а на другом колония пополняется молодыми.

[1] Видовое название этой коловратки происходит от названия района Измайлово в Москве, где впервые этот вид был найден и описан М. Ю. Поггенполлем.

У некоторых видов и членики ноги покрыты панцирем, а на голове имеется плотный щит (цв. табл. 49, *3*). Прыгательные придатки на теле некоторых коловраток кутикулярного происхождения. Кутикула также образует на панцирях всевозможные шипы, выросты, бугорки, ямки, характерные для каждого вида коловраток.

У коловраток отсутствует кожно-мускульный мешок и мышцы образуют тяжи (рис. 293). Основные из них: кольцевые, сжимающие тело; продольные, укорачивающие и сгибающие его; мышцы коловращательного аппарата и ноги, втягивающие и развертывающие их. Движение ресничек коловращательного аппарата осуществляется не мышцами, а самой клеткой, на которой находятся реснички. Кроме мускулов тела, имеются мускулы органов — в мастаксе, в пищеварительной трубке, в мочевом пузыре. Обычно у коловраток мышцы гладкие, но встречаются и поперечнополосатые, особенно в придатках тела, служащих для прыжков, и в пальцах прыгательных ног (рис. 289, *11* и 294, *2*).

Размножение. Жизнь коловраток, особенно относящихся к отряду Monogononta, очень сложна, своеобразна, во многом еще не изучена. Она все больше привлекает внимание исследователей, так как коловратки имеют значение, как уже отмеча-

лось выше, в рыбном хозяйстве как живой корм для молоди, только что вышедшей из икринок. Дело в том, что у промысловых рыб, икринки которых содержат мало желтка (сельдевые, карповые и др.), выклюнувшиеся личинки очень скоро расходуют питательные вещества своего маленького желточного мешка и вынуждены переходить на активное питание. Ну, а что может схватить своим маленьким ртом рыбешка, имеющая в длину всего несколько миллиметров? Мельчайшие водоросли и бактерии она может схватывать, но они ей недостаточны для питания, ей нужны животные корма. Мелкие рачки — циклопы и дафнии ей недоступны по величине, личинки циклопов — *науплиусы* по величине подходящи, но по быстроте движения не могут быть схвачены медленно двигающимися рыбками. Только одноклеточные (главным образом инфузории и жгутиковые) и коловратки полностью удовлетворяли бы запросы рыбок и по величине, и по характеру медленного и плавного движения. Но дело осложняется тем, что эти живые корма далеко не всегда бывают в достаточном количестве в водоеме, где находятся личинки рыб. Для пышного размножения простейших обычно такие водоемы непригодны, и если они и встречаются, то в таких ничтожных количествах, что «прокормить» личинок не в состоянии. С коловратками трудность другая, она целиком зависит от их биологии. Оказывается, коловраток в водоеме не всегда много. Обычно они появляются внезапно, быстро достигают массового развития и так же внезапно могут исчезнуть или остаться в ничтожном количестве. И вот дальнейшая судьба рыбок зависит от времени их выклева из икринок: если он совпадает с наличием в водоеме массового развития коловраток, то личинки рыбок будут процветать за их счет и обеспечат прекрасный урожай, если же выклев произойдет, когда в водоеме не будет коловраток, масса рыбок погибнет от голода и ждать хорошего урожая нельзя. Возникает вопрос: чем же объясняется такое непостоянство «кормовой базы» для личинок рыб? Чем объяснить появление и исчезновение коловраток? Чтобы ответить на эти вопросы, нужно проследить весь жизненный путь какой-либо коловратки и выявить основные моменты ее биологии, от которых зависит интересующее нас явление. Для этого самым подходящим местом будет старый искусственный пруд, в котором есть рыба; еще лучше — пруд, куда весной высаживают мальков карпа, с тем чтобы к осени выловить товарную рыбу, и где в течение лета карпа подкармливают жмыхом, пищевыми отходами и другими кормами. Все это содействует пышному процветанию некоторых видов коловраток. Если периодически, хотя бы два раза в неделю, с начала освобождения пруда от льда зачерпывать стеклянной банкой воду и просматривать ее на свет, то в один прекрасный день можно заметить, что вода стала мутной, серого цвета, словно кто-то взбаламутил со дна ил. При тщательном рассматривании можно уловить, что муть состоит из мельчайших подвижных точек,— это коловратки. Аквариумисты хорошо знают ценность для выкармливания личинок рыб прудовой воды с мутью, которую они называют водой с «пылью» или водой с «живой пылью». В руководствах по аквариумному рыбоводству упоминается такая пыль, но не указывается, из чего она состоит. Такие внезапные «вспышки» могут дать в прудах целый ряд планктонных коловраток, чаще всего представители родов Brachionus, Keratella, Filinia, Polyarthra и др. В начале массового развития почти каждая самка имеет при себе по нескольку довольно крупных яиц с тонкой оболочкой (рис. 296, *1*), через которую видны эмбрионы на разных стадиях развития. Из таких яиц всегда выходят только самки. Эти яйца развиваются без оплодотворения, т. е. партеногенетически. При наличии благоприятных условий окружающей среды коловратки очень быстро размножаются, несмотря на то что каждая самка откладывает за всю свою короткую жизнь всего около десятка яиц. Быстрота размножения обусловлена короткими сроками созревания самки — уже на второй день после рождения она приступает к откладке яиц — и коротким сроком развития яйца — всего около двух дней проходит с момента откладки яйца до выхода из него коловратки. Это приводит к тому, что вода вскоре после появления в пруду коловраток буквально кишит ими. Но уже следующая порция воды, взятая из пруда, может дать нам иную картину размножения коловраток. Мы можем заметить, что стали появляться самки, у которых имеются яйца значительно меньших размеров, чем в прошлой пробе, но в большем количестве (рис. 296, *2*). Обнаружив таких самок, нужно каждый день зачерпывать воду, чтобы не упустить дальнейших изменений, которые теперь будут

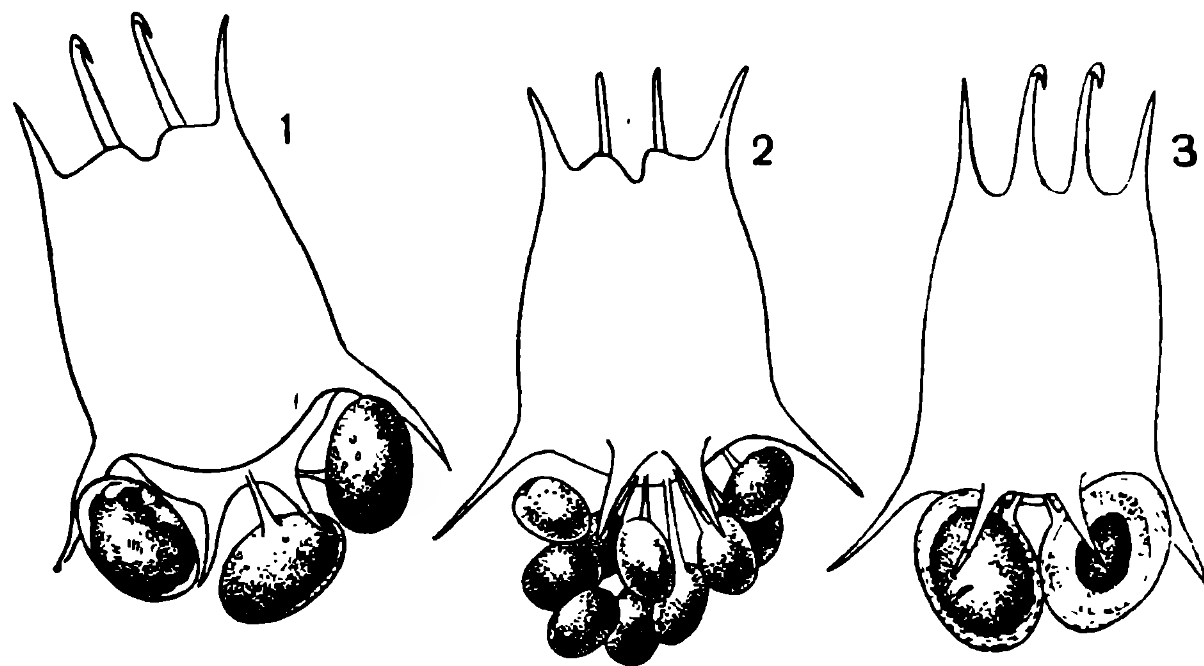


Рис. 296. Brachionus calyciflorus:
1 — амиктическая самка с партеногенетическими яйцами на самку; *2* — миктическая самка с партеногенетическими яйцами на самца; *3* — миктическая самка с оплодотворенными покоящимися яйцами на самку.

происходить очень быстро. Ежедневно просматривая состав микроскопического населения нашего пруда, мы заметим, что самок с мелкими яичками с каждым днем становится все больше и больше. Из таких мелких яиц партеногенетическим путем развиваются самцы. Они осеменяют самок, у которых после оплодотворения развиваются покоящиеся яйца. После того как начали встречаться самки с такими яйцами, количество коловраток в пруду стало уменьшаться. Может случиться так, что спустя несколько дней все самки будут с оплодотворенными яйцами, а еще через неделю взятая вода может оказаться совсем прозрачной, так как коловраток там уже не будет. Самки отмирают, образовав всего по нескольку штук покоящихся яиц, и вид в данном водоеме прекращает свое существование в активной форме. Таким образом, видно, какое большое значение в жизни коловраток имеет их своеобразное размножение с образованием трех типов яиц. Первый тип — партеногенетически развивающиеся яйца, дающие самок, которые обусловливают увеличение количества коловраток в данном водоеме. Второй тип — яйца, развивающиеся тоже партеногенетически, но дающие самцов, необходимых для образования третьего типа яиц — оплодотворенных, играющих, как мы увидим, очень существенную роль в жизни коловраток. Оплодотворенные яйца крупнее партеногенетических и, что самое замечательное, они имеют сложную систему оболочек, прекрасно защищающих эмбрион от всевозможных неблагоприятных воздействий. Покоящиеся яйца одеты двумя внутренними — одной тонкой, другой пергаментной — оболочками, а снаружи покрыты твердой непрозрачной скорлупой с очень разнообразными скульптурными образованиями (рис. 297). Скорлупа появляется в конце формирования яйца, так как она образуется эктодермальными клетками уже развившегося к этому времени эмбриона. У некоторых видов поверх скорлупы имеется еще четвертая тонкая оболочка (рис. 297, *15*), которая, правда, через несколько дней исчезает. Для вылупления из яйца готовой коловратки на скорлупе имеется полоска, по которой яйцо трескается под давлением растущей коловратки. У одних видов полоска окружает один конец яйца, при разрыве образуя крышечку (рис. 297, *5*, *6*), у других она расположена по бокам яйца, окружая один полюс и не доходя до другого (рис. 297, *1*, *2*, *4*, *7*). У таких яиц при вылуплении коловратки скорлупка распадается на две створки. После появления скорлупы дальнейшее развитие эмбриона останавливается, наступает стадия покоя, которая у многих яиц продолжается длительный период времени (есть данные о сохранении жизнеспособности яиц Polyarthra, лежащих в иле озера в течение 30 лет). В стадии покоя яйца могут переносить и промерзание и высыхание, что для сохранения вида имеет огромное значение, так как сами коловратки, относящиеся к отряду Monogononta, не могут переживать такие резкие изменения окружающей среды. Обычно давать оплодотворенные покоящиеся яйца могут только те самки, которые партеногенетически дают самцов; их называют миктическими самками, а их яйца — миктическими, т. е. возникшими от слияния мужской и женской половых клеток. Те же самки, которые партеногенетически дают самок, не могут быть оплодотворены и называются амиктическими самками, т. е. неспособными к слиянию половых клеток, а их яйца — амиктическими. Цитологические исследования яйцевых клеток показали, что у миктических самок во время созревания половина хромосом выбрасывается и развивающиеся партеногенетически яйца дают самцов с половинным числом хромосом в каждом ядре, с чем связана карликовая форма самца и редукция многих органов. В случае если такое яйцо будет оплодотворено, то нормальное число хромосом восстановится и образуется покоящееся яйцо, из которого разовьется самка. Яйцеклетки амиктических самок не испытывают процесса редукции хромосом, которые полностью остаются в ядре яйца, и оно не способно к оплодотворению. Такое физиологическое разграничение самок было установлено в 1897 г. Эрлангером и Лаутерборном на Asplanchna priodonta. Затем в последующие годы это было обнаружено еще на пяти видах коловраток и на основании этого был сделан вывод о том, что все самки Monogononta делятся на амиктических и миктических. Но в 1958 г. у одного вида колониальной коловратки (Sinantherina socialis), а в 1960 г. у другого (Conochiloides coenodasis) А. С. Богословским было обнаружено, что, кроме амиктических и миктических самок, имеются такие, которые могут давать и миктические и амиктические яйца, т. е. была установлена третья физиологическая категория самок, названных амфотерными (рис. 289, *14*). Наличие амфотерных самок позволяет нам представить себе возникновение миктических и амиктических самок. Вероятно, амфотерные самки более древние. Они дали начало миктическим и амиктическим самкам в результате выпадения одной из форм размножения.

Часто массовое размножение и максимальное количество коловраток предшествуют появлению самцов и формированию покоящихся яиц, после чего появление новых самок прекращается, что приводит к исчезновению коловраток в данном водоеме. Таким образом, уменьшение численности коловраток связано с увеличением числа миктических самок, которые образуют покоящиеся яйца, переводя вид в неактивное состояние. В практических целях важно, чтобы в водоеме

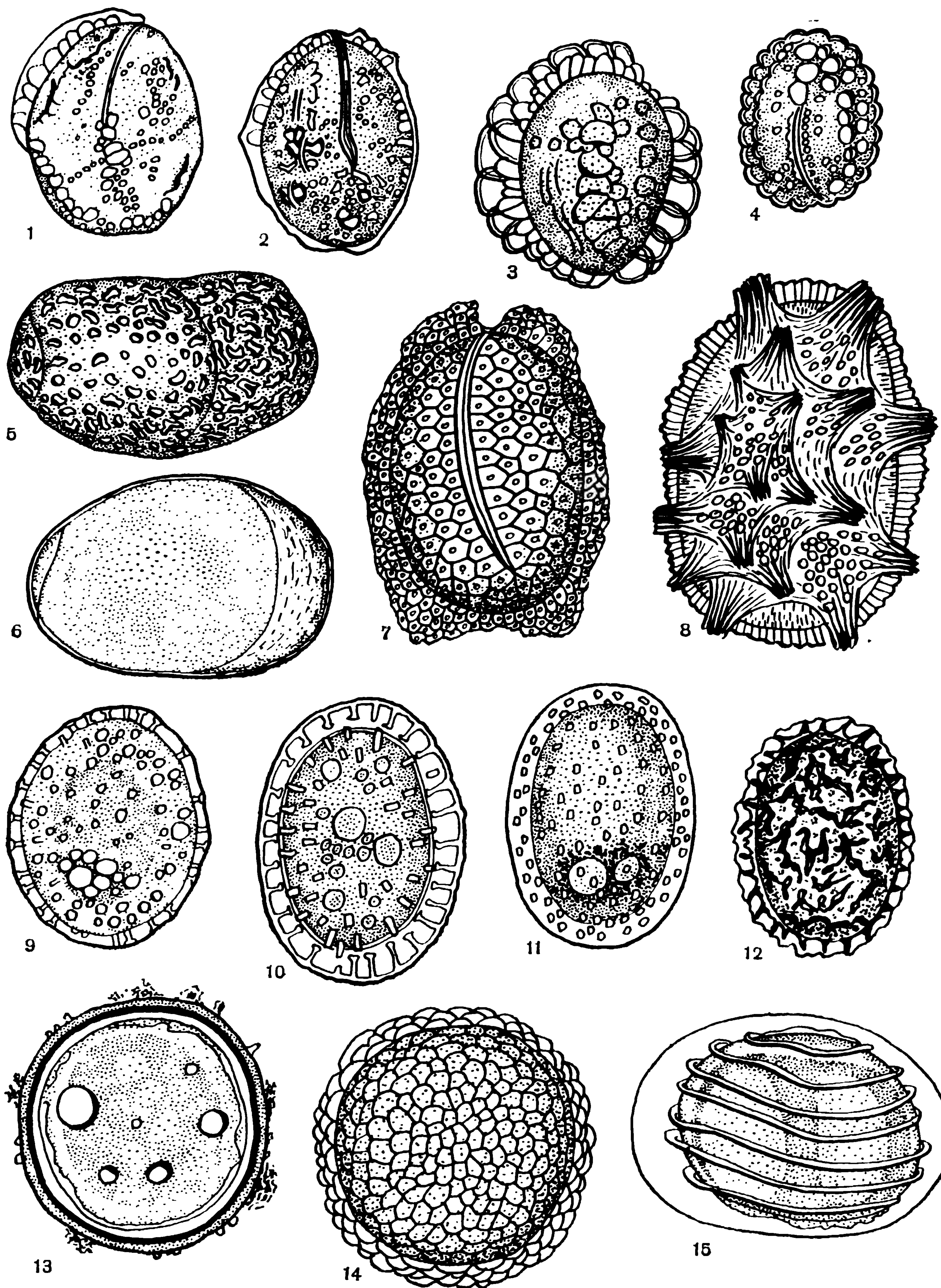


Рис. 297. Покоящиеся яйца коловраток:

1, 2 — Filinia longiseta; *3* — Filinia passa; *4* — Filinia terminalis; *5* — Brachionus calyciflorus (оранжевое); *6* — от той же самки — серое; *7* — Hexarthra mira; *8* — Trichocerca cylindrica; *9, 10, 11* — Polyarthra dolichoptera; *12* — Keratella testudo; *13* — Asplanchna priodonta; *14* — Asplanchna girodi; *15* — Lacinularia ismailoviensis.

преобладали амиктические самки, так как они обеспечивают увеличение количества коловраток.

В настоящее время разработаны методы культивирования коловраток в искусственных условиях, что позволяет изучить факторы среды, определяющие наступление той или иной формы размножения. Удалось получить, например, массовые культуры Brachionus, Asplanchna, Philodina и других коловраток. Эти работы представляют большой как научный, так и практический интерес. Коловратки (наряду с простейшими) — ценный корм, который используется на рыбоводных заводах для кормления мальков (личинок) рыб в первые дни после выклева из икринки.

Тщательное исследование покоящихся яиц коловраток разных видов (А. С. Богословский и др.) показало из значительную морфологическую и физиологическую изменчивость. Покоя-

щиеся яйца, отложенные коловратками в одно время, развиваются небольшими порциями, причем сроки их развития могут растянуться даже на ряд лет. Таким образом, объясняется спорадичность появления коловраток в водоеме. Массовое их размножение определяется условиями среды, особенно важное значение имеют температурные условия и наличие корма. Очень существенную роль в жизни коловраток играют покоящиеся яйца. Они позволяют виду широко расселяться по водоемам, как местным, так и других стран. Как бы в компенсацию за то, что взрослые коловратки Monogononta не могут оставаться без воды (на что способны пиявковидные коловратки), их покоящиеся яйца прекрасно переносят высыхание. Прикрепившись вместе с комочком ила, часто микроскопической величины, к какому-либо животному, которое может активно менять водоемы, как, например, водные насекомые, водоплавающие птицы, амфибии, некоторые млекопитающие, покоящиеся яйца переселяются с ними из водоема в водоем часто на огромные расстояния, например с птицами во время их осеннего и весеннего перелета.

Среда обитания. В процессе эволюции у коловраток выработались самые разнообразные приспособления к различным условиям существования. Такая пластичность организации содействовала тому, что коловратки населяют не только разнообразные пресные, солоноватоводные и соленые бассейны как с очень высокой, так и с очень низкой температурой воды, но многие из них приспособились к существованию в местах, где вода бывает или в ничтожном количестве, или только временно: в прибрежном песке водоемов, во мху, в лесной подстилке, в дуплах деревьев, в почве. Основная масса видов коловраток населяет пресные водоемы, в морях коловраток мало, но все же есть живущие только в море. Помимо видов своеобразного отряда Seisonidea, есть исключительно морские представители родов: Synchaeta, Trichocerca, Lindia, Proales, Keratella и др. Значительно больше видов встречается в опресненных частях морей. Немногие коловратки ведут паразитический образ жизни. Так, в червях паразитируют Drilophaga (рис. 289, *12*), Albertia и Balatro; в отложенных яйцах прудовиков встречается Proales gigantaea, в солнечниках — Proales latrunculus; есть паразиты водорослей, например: в Vaucheria живет Proales wernecki, в колониях Volvox — Proales parasita. У позвоночных животных и у человека коловратки не паразитируют. Некоторые виды коловраток сожительствуют с другими организмами. Так, на дафниях живут Proales daphnicola (рис. 289, *2*), питаясь водорослями, обрастающими панцирь рачка; Brachionus rubens (рис. 289, *3*) часто и надолго прикрепляется ногой тоже к панцирю дафний, где, не затрачивая энергии на передвижение, в спокойном состоянии отфильтровывает пищевые частицы, все время меняя при помощи рачка место облова.

Подавляющее большинство видов коловраток космополиты, они встречаются на всем земном шаре, но есть и свойственные только Америке, например Brachionus gessneri (рис. 289, *5*), Br. dolabratus (рис. 289, *6*), Br. havanaensis и др., или только Старому Свету, как Br. diversicornis (рис. 289, *4*), Br. forficula; в Байкале живут виды, встречающиеся только в этом озере, например Notholca baicalensis, N. olchonensis (рис. 289, *7*), Synchaeta pachipoda (рис. 289, *8*) и др.; в Антарктиде найдены коловратки, нигде больше не обнаруженные. Некоторые обычные виды коловраток живут в самых разнообразных водоемах, они нетребовательны к условиям существования — была бы вода и пища, им неважно, соленая или пресная вода, проточная или стоячая, теплая или холодная, они почти при всех условиях размножаются. Такие организмы называются у б и к в и с т а м и, т. е. встречающимися везде, повсюду. Широкое распространение многих видов связано с легкостью их переноса на большие расстояния в сухом виде: у пиявковидных коловраток — взрослых самок, а у других — покоящихся яиц. Но немало коловраток, которые предъявляют строгие требования к условиям существования, качеству пищи, химическому составу воды и ее физическим показателям. Далеко не в каждом водоеме бывают нужные им условия. Если попавшая в данный водоем коловратка не находит в нем необходимых условий, она просто погибает. Таким образом, распространение коловраток по земному шару в большинстве случаев проблема не столько зоогеографическая, сколько экологическая, так же как распределение их по водоемам разных типов и их отдельным местам (прибрежные заросли, дно, толща воды).

От каких животных и когда возникли коловратки, точно не установлено. Остатки их не могли сохраниться в земле, и поэтому палеонтологический метод доказательства происхождения данных существ отпадает. Эмбриология имеет мало данных для установления родственных связей коловраток с другими организмами, тем более что эмбриональное развитие их изучено только для нескольких видов и только на партеногенетическом яйце. Развитие оплодотворенного яйца не изучено, а оно, очевидно, является первичным. Остается сравнительноанатомический метод. Наличие ресничного поля на брюшной стороне у примитивных коловраток и отсутствие кожно-мышечного мешка сближает их с гастротрихами, постоянство клеточных элементов и билатеральный тип дробления — с нематодами. Наличие протонефридиев, кольцевых мышц и брюшное положение рта сближает коловраток с турбелляриями. Таким образом, можно предположить, что много миллионов лет назад от каких-то пред-

ков ресничных червей отделились организмы, давшие гастротрих, затем отдельная ветвь пошла к нематодам и где-то между ними возникла такая форма, которая дала коловраток, по своей организации стоявших близко к современным нотомматидам. Очень возможно, что это произошло в морской песчаной литорали, где и сейчас существуют примитивные нотомматиды, очень близкие по своему строению к морским прямокишечным турбелляриям. Это не исключает возможности предполагать возникновение коловраток в морской литорали, а не в пресной воде, как это обычно считается на основании того, что в пресных водах обитает наибольшее количество видов.

КЛАСС КИНОРИНХИ (KINORHYNCHA)

К классу *кинoринхов* принадлежит около 100 видов мелких (размером до 1 мм) животных очень своеобразного строения, которые объединяются в несколько родов. Этот класс разделяется на два отряда: *циклорагиды* (Cyclorhagida) и *гомалорагиды* (Homalorhagida). В первом отряде большинство видов принадлежит к роду Echinoderes, во втором — к близким родам Pycnophyes и Kinorhynchus (рис. 298).

Строение. Тело киноринхов разделено на метамерные, т. е. сходные по строению и расположенные друг за другом, членики — з о н и т ы. Это расчленение затрагивает только органы, связанные со стенкой тела. Первый зонит представляет собой вворачивающийся хоботок (рис. 299). Второй и третий зониты образуют замыкательный аппарат, при вворачивании хоботка прикрывающий его снаружи. Начиная с четвертого зониты туловища почти одинаковы по строению. Общее число зонитов у всех киноринхов составляет 13.

Покровный эпителий киноринхов выделяет хорошо развитую кутикулу, выполняющую функцию наружного скелета. На поверхности кутикулы, особенно по заднему краю зонитов, могут иметься микроскопические пальцевидные или волосковидные выросты. На зонитах кутикула толстая и достаточно твердая, на хоботке — более тонкая и гибкая. Зониты разделяются участками гибкой кутикулы на определенное число кутикулярных пластинок. Обычно (кроме рода Cateria) в зонитах туловища таких пластинок три: одна спинная и пара брюшных (рис. 298).

Более сложное расчленение свойственно зонитам, образующим з а м ы к а т е л ь н ы й аппарат, который играл очень важную роль в эволюции киноринхов. У большинства *циклорагид* основную часть замыкательного аппарата образуют 14—16 узких треугольных п л а к и д — кутикулярных пластинок второго зонита (рис. 298). При вворачивании хоботка они складываются над ним, как лепестки закрывающегося цветка. У некоторых других циклорагид основную роль в замыкательном аппарате играет третий зонит, две мощные боковые пластинки которого раскрываются и закрываются наподобие створок раковины (рис. 299). У представителей отряда *гомалорагид* небольшие брюшные пластинки (средняя и две боковые) третьего зонита придвигаются после вворачивания хоботка к широкой спинной пластинке, а 6—8 плакид, вворачиваясь вместе с хоботком, прикрывают оставшуюся между ними щель.

На поверхности тела у всех киноринхов имеются многочисленные шиповидные выросты, которые выполняют функцию чувствительных образований и играют важную роль в движении животного. Шипики хоботка, называемые с к а л и д а м и, лежат на нем 5—7 венцами. Расположение скалид в целом подчинено пятилучевой симметрии, число скалид в венце составляет обычно 10 или 20. В самом заднем венце часть скалид или все они могут нести волосковидные выросты. В отличие от обычных (с п и н о с к а л и д), они представляют чисто чувствительные образования и называются т р и х о с к а л и д а м и. На зонитах тела у гомалорагид шипики отсутствуют, у циклорагид они всегда хорошо развиты и располагаются тремя продольными рядами на спинной и боковых сторонах тела (рис. 297). На последнем зоните

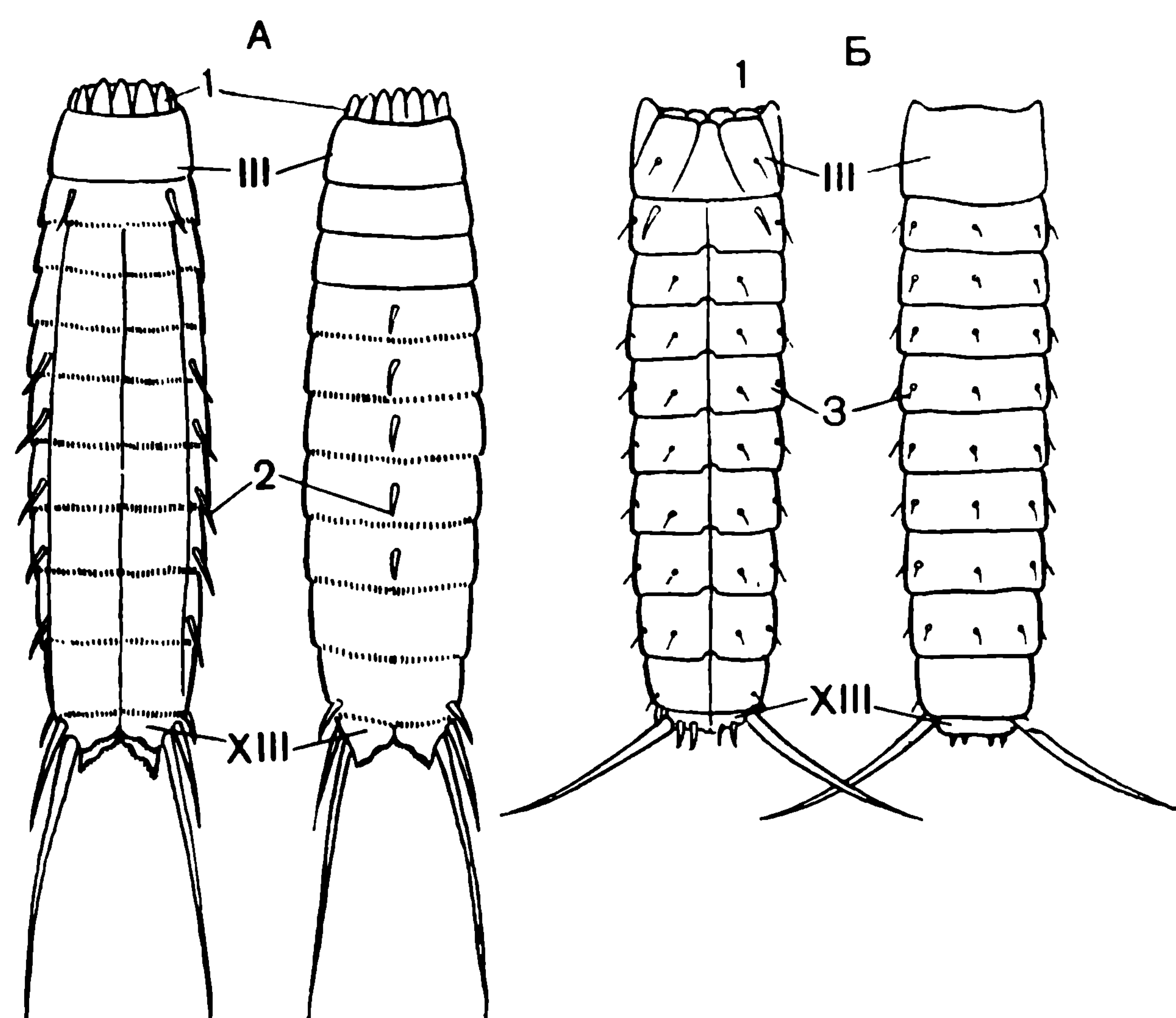


Рис. 298. Эхинодерес (Echinoderes, *А*) и пикнофиес (Pycnophyes, *Б*).

Слева — животные показаны с брюшной стороны, *справа* — со спинной, хоботок ввернут: *1* — плакиды; *2* — шипики на зонитах туловища; *3* — чувствительные щетинки. Римскими цифрами отмечены номера зонитов.

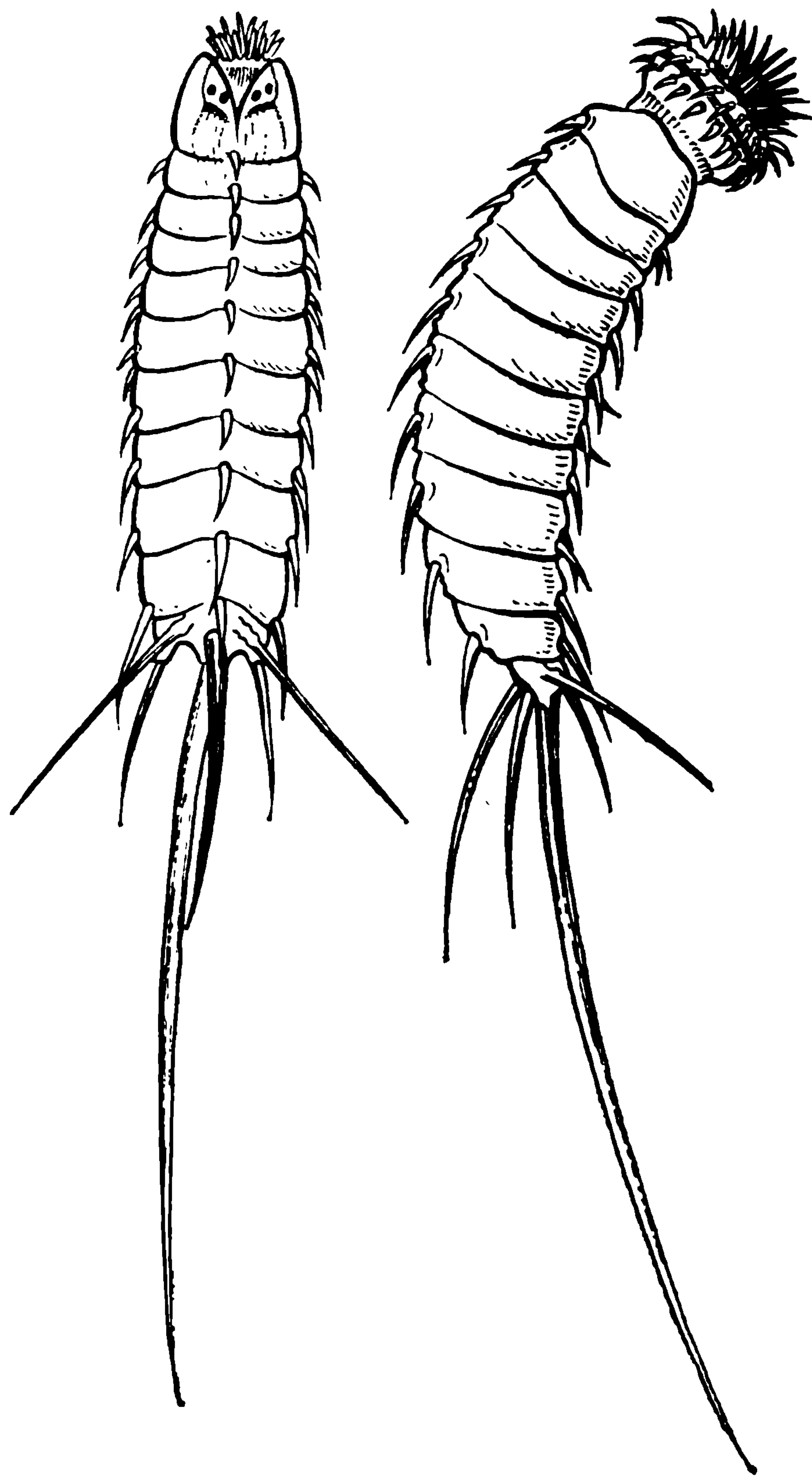


Рис. 299. Семнодерес (Semnoderes armiger) с частично ввернутым (*слева*) и вывернутым (*справа*) хоботком.

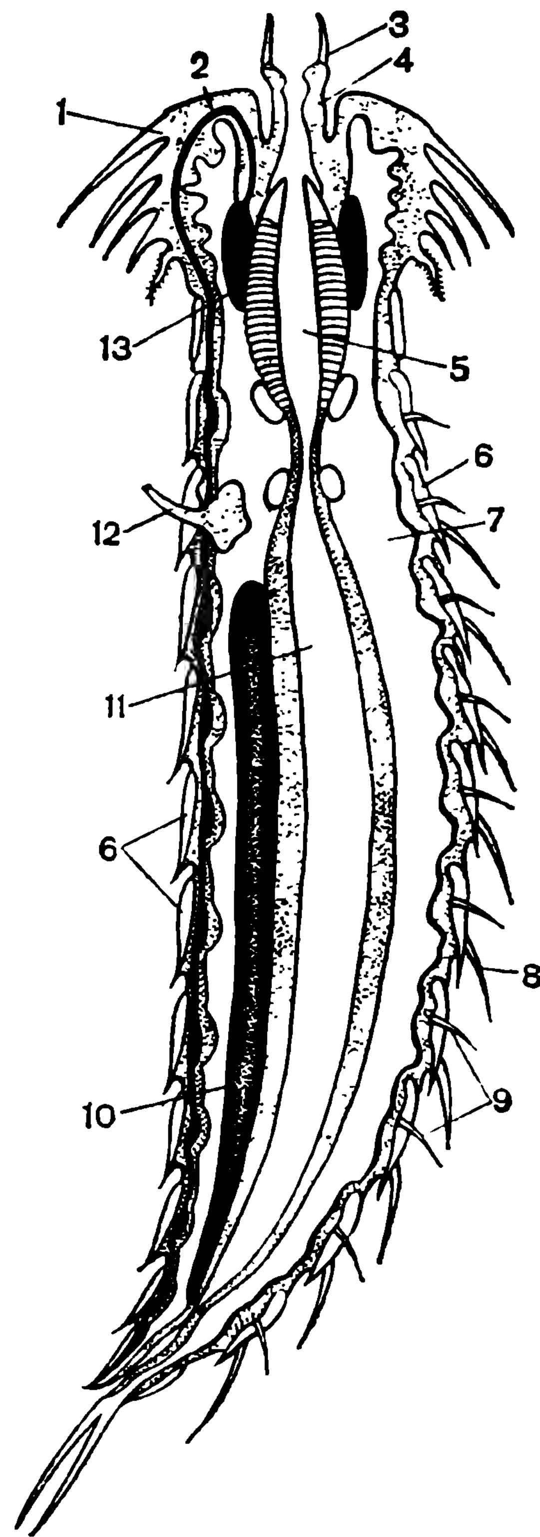


Рис. 300. Схема организации киноринха:

1 — хоботок со скалидами; *2* — брюшной нервный ствол; *3* — стили; *4* — ротовой конус; *5* — глотка; *6* — кутикулярные пластинки зонитов туловища; *7* — полость тела; *8* — шипики; *9* — чувствительные щетинки; *10* — половая железа; *11* — кишка; *12* — прикрепительная трубочка; *13* — окологлоточное нервное кольцо.

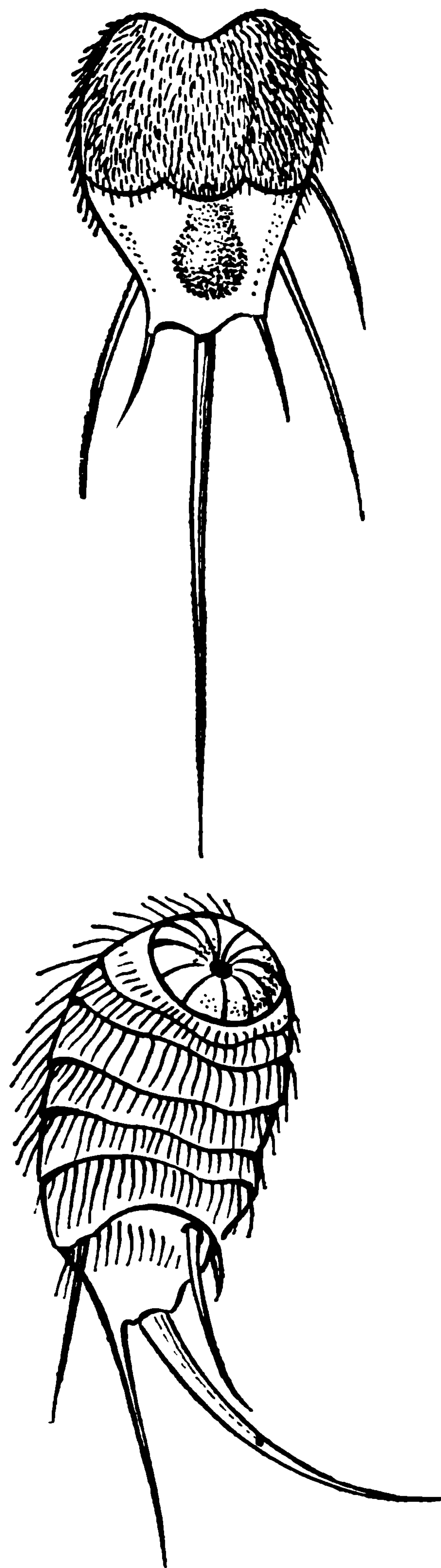


Рис. 301. Две стадии личиночного развития киноринхов.

у всех киноринхов (кроме рода Kinorhynchus) образована пара относительно длинных подвижных латеро-терминальных шипиков, может иметься на нем и непарный концевой шип.

Своеобразную модификацию боковых шипиков представляют собой прикрепительные трубочки (рис. 300). Чаще всего их одна пара на четвертом зоните, но иногда в прикрепительные трубочки могут превращаться и боковые шипики других зонитов. Через прикрепительные трубочки наружу открываются протоки желез с клейким секретом, служащим для прикрепления к субстрату. В отряде гомалорагид прикрепительные трубочки есть только у половозрелых самцов и используются, по-видимому, для удержания самки при спаривании.

К о ж н а я м у с к у л а т у р а киноринхов образована в основном поперечнополосатыми мышечными волокнами и разбита на отдельные мышцы. Кольцевые мышцы сохраняются только в хоботке и втором зоните, да и то лишь у части киноринхов. Продольные мышцы образуют вдоль всего тела две пары тяжей — спинную и брюшную. Они состоят из отдельных мышц, тянущихся между передними краями соседних зонитов. Спинная и брюшная пластинки каждого зонита связаны также спинно-брюшными мышцами. Сложная система мышц обеспечивает вворачивание хоботка, особыми мышцами снабжены латеро-терминальные шипики и некоторые другие органы.

Р о т о в о е о т в е р с т и е располагается на переднем конце тела, на ротовом конусе, который не вворачивается вместе с хоботком, а только вдвигается внутрь (рис. 300). Рот окружает венец из девяти шипиков-стилей, состоящих иногда из 2—3 члеников. Мускулистая глотка может вдвигаться в глубь ротового конуса особыми мышцами. За глоткой следуют пищевод и кишка. Анальное отверстие находится на заднем конце тела.

Между стенкой тела и кишкой располагается обширная п о л о с т ь т е л а. В полостной жидкости имеются подвижные амебоидные клетки, способные фагоцитировать мелкие частицы.

Нервная система представлена у киноринхов околоротовым кольцом и отходящим от него брюшным стволом, залегающими в покровном эпителии. Нервные клетки брюшного ствола в каждом зоните образуют скопление ганглий, в хоботке и втором зоните они отсутствуют. Как отмечалось выше, функцию чувствительных органов несут скалиды и, по-видимому, другие шиповидные придатки. У гомалорагид, не имеющих на теле шипиков, обычно богато представлены чувствительные щетинки (рис. 298). У циклорагид такие чувствительные щетинки развиты хуже. Кроме того, у всех киноринхов есть так называемые чувствительные пятнышки. Как показали электронно-микроскопические исследования, они представляют собой крохотные поры, окруженные тесно сближенными пальцевидными выростами кутикулы. Некоторые представители рода Echinoderes имеют пару просто устроенных глазков на переднем конце тела.

Выделительная система образована парой органов протонефридиального типа, представляющих собой короткие слепо замкнутые трубочки с более длинной ресничкой на слепом конце и 2—4 короткими по ходу канала. Протонефридии открываются наружу порами на одиннадцатом зоните.

Все киноринхи раздельнополы. Их половые железы имеют вид пары удлиненных мешков, лежащих по бокам тела и открывающихся наружу двумя отдельными отверстиями на последнем зоните. В женских половых железах, кроме развивающихся яиц, образуются питающие клетки, а вблизи половых отверстий в их стенках формируются небольшие карманы — семеприемники, где сперма хранится до оплодотворения яиц. При спаривании самец прикрепляет к заднему концу тела самки мешочек со спермой — сперматофор. У самцов возле каждого полового отверстия может располагаться 2—3 пениальных шипика, по-видимому, облегчающих перенос сперматофоров.

Эмбриональное развитие киноринхов почти не изучено. Самая ранняя из известных стадий постэмбрионального развития не имеет выраженного расчленения на зониты (рис. 301). Передняя половина такой личинки (обитающей там же, где и взрослые киноринхи) покрыта короткими волосками, задняя несет несколько шипиков. В дальнейшем появляются границы между зонитами, число зонитов растет. На поздних стадиях постэмбриональное развитие сопровождается линьками. Живут киноринхи относительно долго — больше одного года.

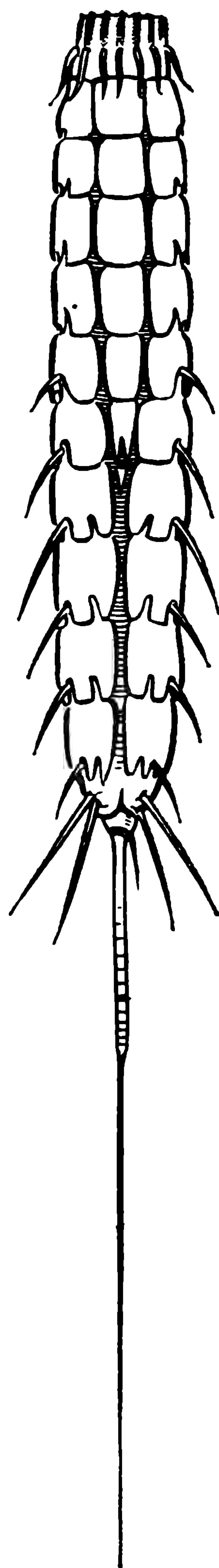


Рис. 302. Катерия (Cateria gerlachi).

Распространение и передвижение. О биологии киноринхов также известно немного. Представители этой группы животных обнаружены во всех районах Мирового океана, они заходят в области с опресненной водой, но в пресной воде не живут. Большая часть видов найдена в сублиторали, но встречаются киноринхи до глубины 750 м. Они обычны в нижнем горизонте литорали, а два вида рода Cateria обитают на литорали в зоне влажного песка. Длинное узкое тело и длинная хвостовая нить катерий (рис. 302)— характерные признаки животных, обитающих в узких пространствах между песчинками. В нижней литорали и сублиторали киноринхи живут на песчаных и илистых грунтах, а также на водорослях, где встречаются в основном виды рода Echinoderes.

Передвигаются киноринхи, подобно приапулидам, посредством хоботка (отсюда и название — от греч. «двигаться» и «хоботок»). Сокращение спинно-брюшных мышц уменьшает поперечное сечение тела, и оно, насколько позволяют сочленения между зонитами, удлиняется. Шипики и края зонитов не позволяют телу смещаться при этом назад. Под давлением полостной жидкости хоботок выворачивается. Спиноскалиды сочленены с кутикулой хоботка таким образом, что могут отгибаться назад, но не вперед. Поэтому они «заякоривают» хоботок, и при сокращении продольных мышц тело как бы подтягивается к нему. После этого ретракторы хоботка вновь вворачивают его, и все повторяется сначала. Потревоженные киноринхи перестают двигаться, сокращаются и на некоторое время замирают с ввернутым хоботком. Благодаря толстой кутикуле зонитов и замыкательного аппарата панцирь обеспечивает им достаточно надежную защиту. Киноринхи, живущие на водорослях, питаются одноклеточными диатомовыми водорослями. У остальных киноринхов в кишке обнаруживали только частицы грунта.

Пожалуй, самая удивительная особенность строения киноринхов — их сходство с членистоногими. Французский ученый Дюжарден, открывший киноринхов в середине прошлого века, и ряд других ученых высказывали мнение о родстве киноринхов с этим типом животных. Сейчас, однако, ясно, что киноринхи не обладают необходимыми для признания такого родства признаками членистоногих и близких к ним кольчатых червей, сходство между двумя группами возникло независимо. Родственные связи киноринхов до сих пор остаются не вполне ясными. Еще недавно распространялось мнение, что киноринхи про-

изошли от животных, близких к гастротрихам.

Однако в последнее время все больше специалистов склоняется к мнению, что ближе всего киноринхи стоят к *приапулидам*, с которыми очень сходны по плану строения и организации большинства систем органов. В остальном родственные связи киноринхов остаются столь же неясными, как и родственные связи самих приапулид.

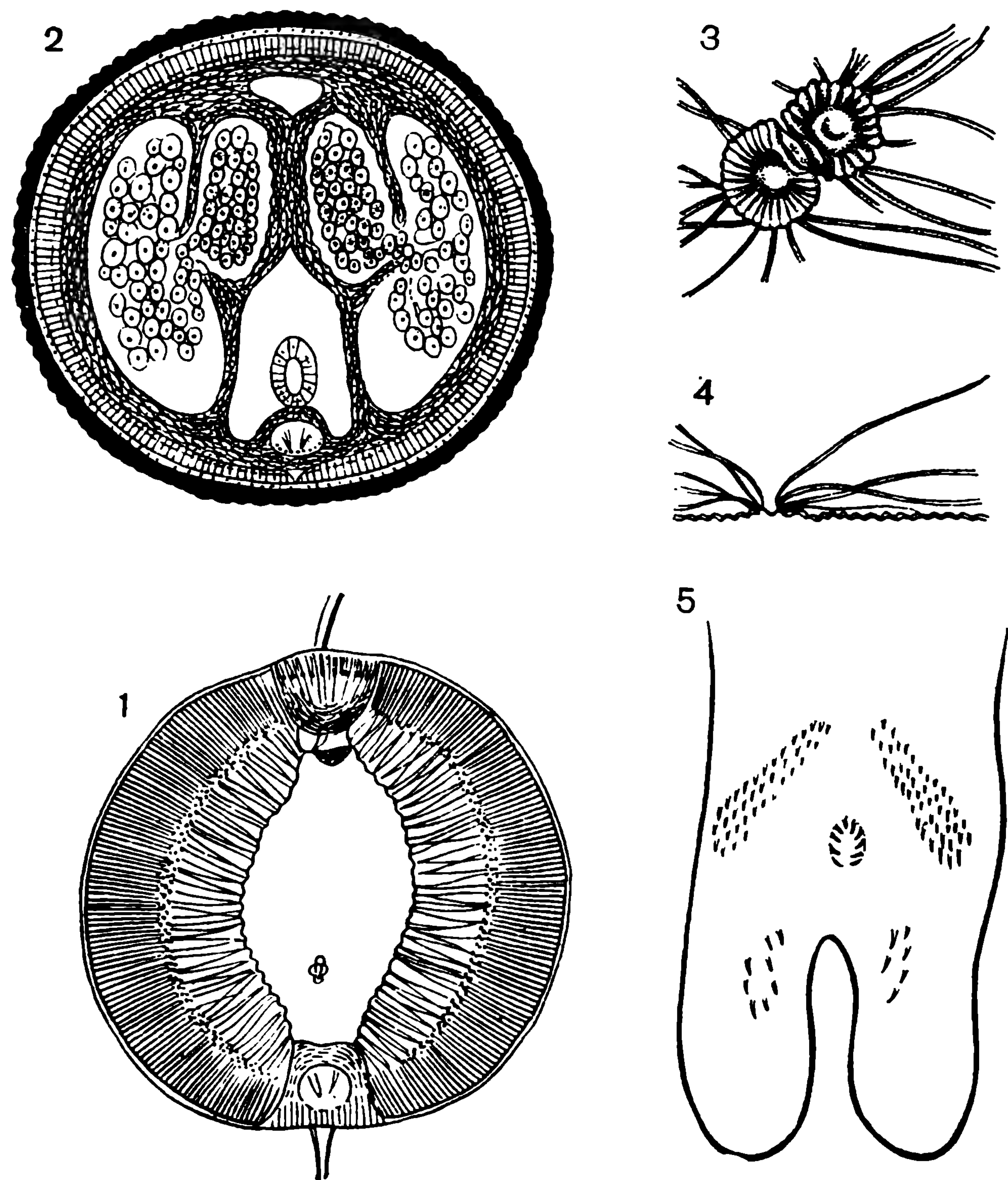
КЛАСС ВОЛОСАТИКИ (NEMATOMORPHA)

Представителей класса *волосатиков* можно встретить плавающими в воде или образующими клубки на дне различных водоемов от тропиков до тундры. Черная или коричневая окраска этих длинных и тонких червей придает им некоторое сходство с конским волосом, как их и называют на многих языках. Волосатиков делят на два отряда: *морских волосатиков* (Nectonematoidea) с единственным родом Nectonema и *пресноводных волосатиков* (Gordioidea). Последний отряд объединяет около 20 родов.

Строение. Длина волосатиков обычно составляет 5—20 см при толщине около 1 мм, однако может достигать и 1 м. Тело их покрыто кутикулой, состоящей из 20—30 слоев пересекающихся упругих волокон. Поверхностный слой кутикулы образует многочисленные выступы — ареолы, которые достигают особой сложности у тропических волосатиков рода Chordodes. Так, у Ch. tenoderae ареолы представляют собой столбчатые возвышения, на которых могут располагаться длинные извитые выросты, пучки волосков или крюки (рис. 303). У морских волосатиков по брюшной и спинной стороне проходят ряды заостренных щетинок, находящихся так близко друг к другу, что образуются как бы спинной и брюшной плавники. Кутикула выделяется слоем покровных клеток — гиподермой, под которой залегает единственный слой продольных мышечных волокон. Попеременное сокращение мускулатуры на левом и правом боках вызывает изгибание тела. Змеевидно извиваясь, волосатики плавают со скоростью до нескольких десятков сантиметров в секунду.

Рис. 303. Строение волосатиков:

1 — поперечный срез морского волосатика Nectonema agile; *2* — поперечный срез пресноводного волосатика Parachordodes tolosanus; *3* — ареола Chordodes; *4* — профиль поверхности кутикулы Chordodes; *5* — хвостовая вилка самца волосатика Parachordodes.



Нервная система волосатиков состоит из скопления нервных клеток на переднем конце тела и толстого брюшного нервного ствола. Органы чувств волосатиков изучены плохо. Возможно, чувствительную функцию выполняют полые крюки и шипики, имеющиеся на ареолах у некоторых волосатиков. Кроме того, кутикула переднего конца тела у ряда волосатиков совершенно прозрачна, под ней залегает слой клеток с пигментом. Вероятно, это образование представляет собой примитивный орган зрения, способный отличать свет от темноты.

Пищеварительная система у всех волосатиков в большей или меньшей степени редуцирована, поскольку во взрослом состоянии эти животные не питаются. У пресноводных волосатиков пространство между внутренними органами заполнено особой рыхлой тканью — паренхимой, в которой остаются отдельные полости (рис. 303) — синусы. У морских волосатиков в теле имеется одна довольно обширная полость.

Размножение. Волосатики — раздельнополые животные. Половые органы у них парные: у самцов имеется два трубчатых семенника, у самок — два яичника с множеством боковых выступов. Половые протоки вместе с кишкой открываются в клоаку — небольшую полость с мускулистыми,

выстланными кутикулой стенками. С клоакой самок соединяется мешковидный семеприемник. У обитающих в умеренном поясе волосатиков родов Parachordodes и Gordius самцов от самок нетрудно отличить: хвостовой конец самцов разделен на две части продольной складкой (рис. 303). На брюшной стороне тела у них располагаются многочисленные чувствительные щетинки. Копуляция у всех волосатиков протекает одинаково — самец обвивает самку и выделяет на поверхность ее тела каплю спермы, которая затем проникает внутрь семеприемника через половое отверстие. У морских волосатиков перед копуляцией самцы и самки плавают по поверхности моря. Яйца после откладки покрываются множеством заостренных шипиков (рис. 304). Такие яйца дольше парят в воде и, медленно опускаясь на дно, могут быть отнесены течением на большие расстояния. Пресноводные волосатики перед спариванием собираются в клубки на дне водоемов и образуют кладки, имеющие вид плотных тяжей толщиной около 1 мм. Яйца пресноводных волосатиков очень мелкие, и в одной кладке их может быть до миллиона. Из яиц через несколько недель выходят личинки, которые по внешнему виду заметно отличаются от взрослого животного (рис. 304). Размер личинок пресноводных волосатиков не превышает обычно 0,1 мм, в связи с чем они легко переносятся током воды. Личинки морских волосатиков несколько крупнее. Тело личинок подразделяется внутренней перегородкой — септой на собственно туловище и вворачивающийся хоботок, всегда вооруженный тремя венцами крючьев. Кроме того, у пресноводных волосатиков хоботок несет три кутикулярных стилета с острыми подвижными шипиками на концах.

Для того чтобы приступить к размножению, волосатики должны найти партнера для спаривания. Делают они это посредством таксисов. Например, в ручьях они движутся против течения и скапливаются в истоках в больших количествах. Есть основания считать, что при поиске самок в крупных непроточных водоемах самцы улавливают присутствие выделяемых самками химических веществ.

Биология волосатиков. Для продолжения развития личинка должна попасть в кишечник хозяина. В наземных насекомых личинки попадают, когда те питаются у кромки берега или пьют воду. Из кишечника хозяина личинка проникает в полость тела, где в течение нескольких месяцев превращается во взрослого червя. В отличие от нектонем, у пресноводных волосатиков в построении тела взрослой особи принимает участие только туловище личинки, а хоботок отбрасывается. Морские волосатики паразитируют в десятиногих раках-креветках, крабах, раках-отшельниках, пресноводные — в различных насекомых. Некоторые роды пресноводных волосатиков живут лишь в определенных группах хозяев; *парахордодесы* — в жуках-чернотелках, *гордионусы* — в жужелицах, *хордодесы* — в тараканах и богомолах. Однако широко распространенные волосатики рода Gordius могут быть обнаружены в широком спектре хозяев: в жуках-плавунцах, кобылках, ручейниках и слепнях. Достигнув половозрелого состояния, волосатики покидают хозяина (выход червей из наземных насекомых происходит только тогда, когда хозяин по каким-то причинам попадает в воду). Следует отметить, что в полости тела хозяина взрослые волосатики занимают значительный объем, подавляя развитие внутренних органов. Хозяин чаще всего не способен размножаться и после выхода паразита погибает.

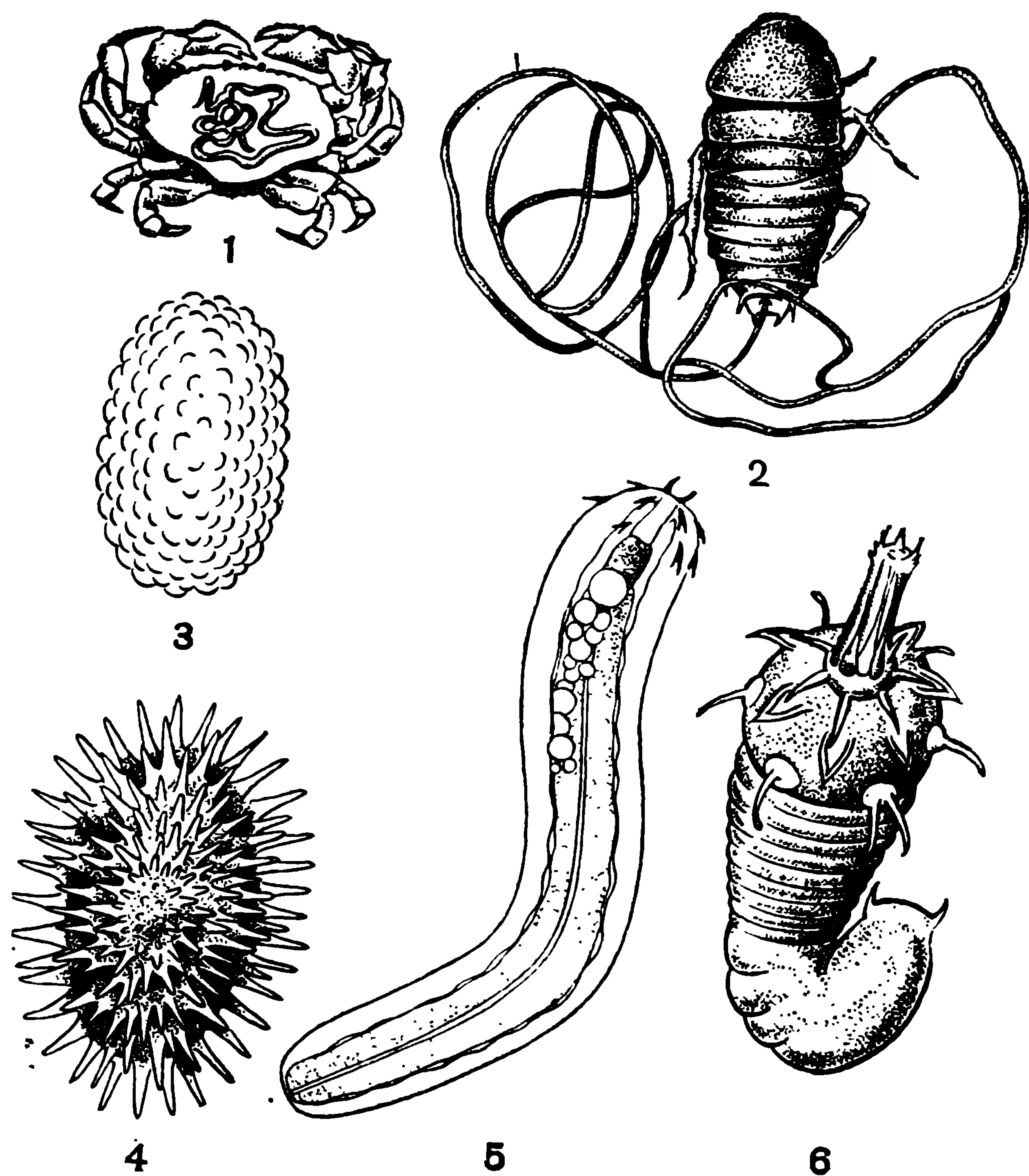


Рис. 304. Волосатики:

1 — морской волосатик Nectonema agile в крабе Carcinus irroratus; *2* — Chordodes, выходящий из таракана Eurycotis floridana; *3* — яйцо нектонемы сразу после откладки; *4* — яйцо нектонемы с выступившими шипиками; *5* — личинка нектонемы; *6* — личинка Gordius.

У молодых волосатиков есть враги: их поедают рыбы; особенно часто волосатики поражаются грибами. Благополучие волосатиков зависит и от погодных условий. Описан случай их массового размножения в нескольких западных штатах США, где они поражали вредителей сельского хозяйства — кузнечиков Anabrus simplex. Волосатики, однако, исчезли после одной многоснежной зимы. Быстро наступившее тепло вызвало

сильное снеготаяние, и массы перезимовавших волосатиков были снесены потоками воды. Среди многих народов распространено мнение об опасности волосатиков для человека. Причиной этого послужило, вероятно, внешнее сходство волосатиков с паразитическими круглыми червями. Волосатики — паразиты, но не человека, а членистоногих, причем паразитируют личинки, а взрослые черви безобидны. Исключительно редко встречаются случаи проникновения взрослых волосатиков в кишечник или мочевой пузырь человека. Благодаря толстой кутикуле они могут в течение некоторого времени оставаться там живыми и не причиняют человеку вреда.

Волосатики изучены пока недостаточно. Это обособленная группа животного царства. Ранее считалось, что они близки к нематодам, однако в последнее время многие зоологи склоняются к мысли, что волосатики ближе всего к приапулидам.

КЛАСС СКРЕБНИ (ACANTHOCEPHALA)

В большинстве случаев паразитическое существование многих нематод относительно мало влияет на их общую морфологическую организацию, так как она близка к организации свободноживущих форм этого обширного класса животных. *Скребни* в этом отношении существенно отличаются от нематод. В самом деле, среди скребней неизвестны свободные формы: все они паразиты рыб, птиц и млекопитающих. Паразитизм обусловил глубокое своеобразие скребней.

Строение. Тело скребней в поперечном сечении круглое и может быть сравнено с цилиндром. Передний конец тела несет сильно развитый втяжной хобот, вооруженный загнутыми назад острыми крючьями. Размеры тела значительно варьируют: примерно от 1,5 мм у мелких форм до 40 мм с лишним в длину у наиболее крупных.

Втяжной хобот выдвигается наружу или втягивается в корпус тела с помощью особой мускулатуры (рис. 305, *2*). Строение хобота значительно изменяется у различных видов и родов скребней и имеет большое значение в систематике этой группы паразитических животных. У некоторых видов хобот удлинен, у других очень тонок, иногда он вздут в виде шарообразного образования или имеет веретенообразную форму. Крючья, которые хобот несет, погружены основанием в кожные покровы, а их заостренные концы, как выше сказано, обращены назад и вонзаются в слизистую оболочку кишечника животных, в тонкой кишке которых скребни поселяются. Крючья расположены в определенном порядке и числе на поверхности хобота, притом так, что каждый крючок может быть использован для фиксации в слизистой оболочке кишечника хозяина.

Хоботок переходит в короткую шейку, обособленную от тела. Тело скребня несет нередко явственную, но только наружную кольчатость. Изредка у самцов на поверхности тела развиты иглы, расположенные на переднем или заднем конце тела. Кожа покрыта тонкой кутикулой, под которой, подобно тому, как это мы видели у нематод, развита гиподерма, пронизанная волокнами и системой каналов. В основании хобота от гиподермы отходят особые выросты — л е м н и с к и, в них проникают г и п о д е р м а л ь н ы е   к а н а л ы. Под гиподермой залегает мускулатура, состоящая из наружных, кольцевых, и внутренних, продольных, мышечных тяжей. Считают, что гиподермальные каналы служат проводниками питательных веществ. Лемниски, видимо, также несут эту функцию, так как и их ткань пронизана гиподермальными каналами. Пищеварительная система у скребней отсутствует. Центральная нервная система примитивна: она состоит из нервного узла, лежащего у основания хобота, и боковых нервных стволов, тянущихся к заднему концу тела. От боковых нервных стволов отходят боковые ветви, идущие в различные участки тела.

Цикл развития. Скребни раздельнополы. У самцов два семенника выделяют семя в соответствующие семепроводы, а через них — в специальный семенной пузырек (рис. 305, *14*). Он расположен в задней части тела. Конец семенного пузырька вытянут в особый отросток, который выполняет функцию совокупительного органа, выдвигающегося наружу.

Половая система самок значительно сложнее. Оба яичника лежат внутри особого образования — л и г а м е н т а. Он представлен мышцей, идущей от основания хоботного влагалища к заднему концу тела самки. Выпавшие из лигамента яйца попадают в полость тела в виде комьев яиц, которые плавают в полостной жидкости. В этой жидкости находятся как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца. Выведение оплодотворенных яиц наружу производится при помощи своеобразного «дифференциатора», как можно назвать соответствующий орган. Это оригинальный аппарат, известный под названием к о л о к о л а. Он способен производить глотательные движения, в результате которых яйца попадают в его внутреннюю полость. В стенке колокола имеются три отверстия: два из них узкие и ведут в матку; третье, более крупное, ведет в полость тела. Колокол заглатывает и узкие, тонкие, т. е. опло-

дотворенные, яйца, и комья неоплодотворенных яиц. Комья не могут проникнуть в узкие отверстия колокола и выталкиваются через более широкое отверстие обратно в полость тела. Узкие оплодотворенные яйца проходят сквозь отверстия стенок колокола, ведущие в яйцеводы, и оттуда проходят в матку, далее — во влагалище и наконец — наружу.

Заключенный в яйцевую скорлупку эмбрион для последующего развития должен попасть в тело промежуточных хозяев. Эмбрионы проглатываются некоторыми членистоногими. В их кишечнике эмбрионы освобождаются от яйцевых оболочек, пробуравливают стенку кишечника промежуточного хозяина и попадают в полость его тела. Здесь они вырастают в маленьких личинок, достигая нормальной величины уже в кишечнике позвоночного, проглотившего членистоногое.

Из изложенного выше видно, что развитие скребней протекает с превращением: сначала формируется личинка, отдаленно напоминающая цистицерка цестод, а затем эта личинка превращается во взрослого скребня. Этот процесс сопровождается сменой хозяев: личинки живут в промежуточных хозяевах — насекомых, ракообразных, а взрослые скребни паразитируют в органах позвоночных. Личинка получила особое наименование — а к а н т о р (acanthor), т. е. «носитель колючек». Отсюда произошло и наименование всей группы, так как слова «акантоцефалы» в переводе означает «колючеголовые».

Следует указать, что обрисованный выше путь развития: яйцо (наружная среда) — акантор (насекомое) — взрослый скребень (рыбы, птицы, млекопитающие) в ряде случаев искажается. Так, акантор может попасть не в кишечник рыбы, птицы или млекопитающего, а в кишку лягушки или ящерицы, т. е. животных, которые питаются насекомыми. В кишечнике лягушки или ящерицы акантор инцистируется и не развивается дальше. В сущности, это один из примеров резервуарного паразитизма, так как в организме ящерицы или лягушки акантор не превращается во взрослого скребня, а только пребывает в организме этих животных и может достичь конечного развития только в том случае, если лягушка или ящерица окажутся жертвой какого-либо млекопитающего или птицы.

Филогения. Каково происхождение скребней? Ведь они мало похожи на других червей. С какой группой можно сравнить этих животных? Вопрос этот нельзя считать полностью решенным. И дело не в женском половом аппарате с его «глотательным» колоколом. Подобные, хотя и не идентичные «яйцеглотающие» приспособления имеются у *платод* (плоских червей). Это признак взрослых форм, а взрослые формы не дают ответа на вопрос о филогении, т. е. истории происхождения и историческом развитии живых форм, особенно животных. Главное значение в решении проблемы происхождения любой группы животных имеет история индивидуального развития животных, т. е. закономерности их онтогенеза. Если с этой стороны взглянуть на характеристику скребней, с их в высшей степени оригинальной организацией, то тайна их происхождения несколько приоткрывается. Изучение закономерностей дробления яиц скребней показало, что для них характерно

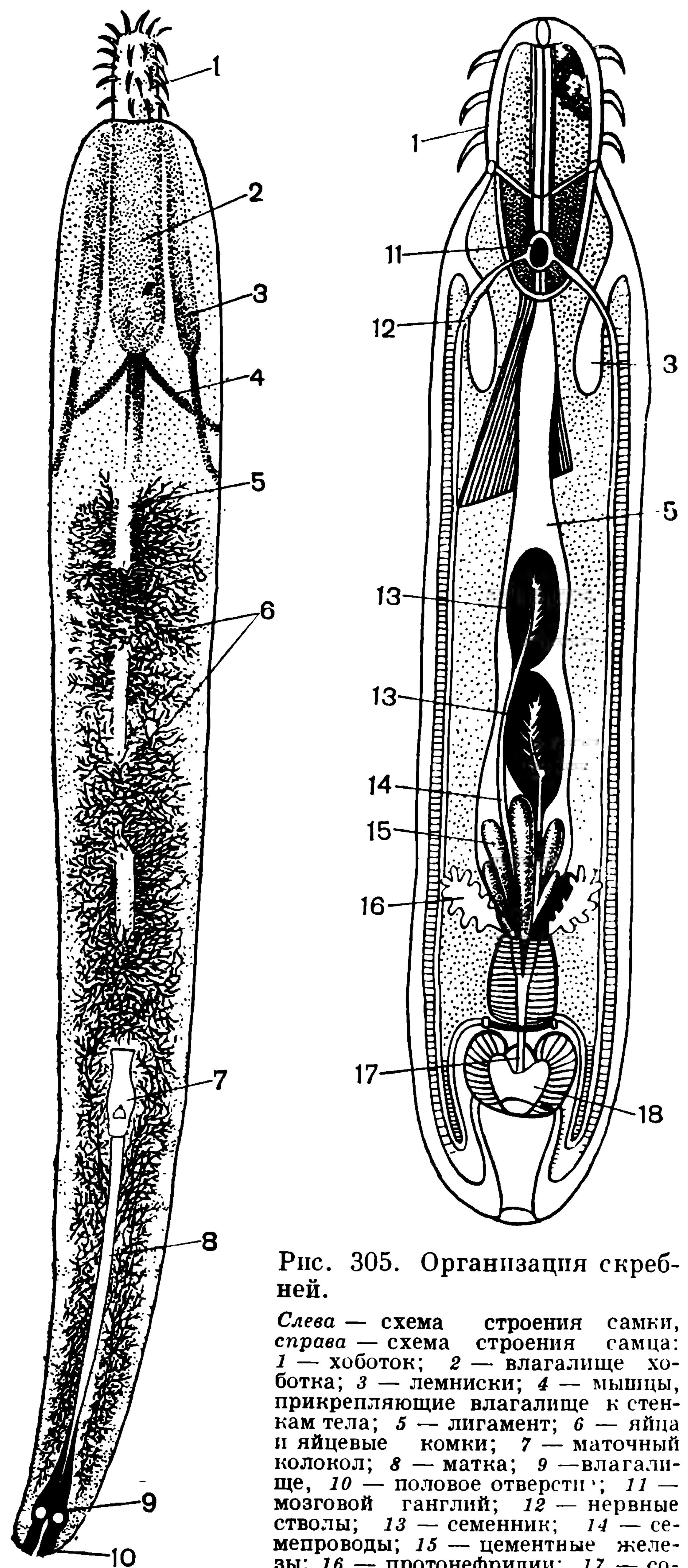


Рис. 305. Организация скребней.

Слева — схема строения самки, *справа* — схема строения самца: *1* — хоботок; *2* — влагалище хоботка; *3* — лемниски; *4* — мышцы, прикрепляющие влагалище к стенкам тела; *5* — лигамент; *6* — яйца и яйцевые комки; *7* — маточный колокол; *8* — матка; *9* — влагалище, *10* — половое отверстие; *11* — мозговой ганглий; *12* — нервные стволы; *13* — семенник; *14* — семепроводы; *15* — цементные железы; *16* — протонефридии; *17* — совокупительный орган; *18* — совокупительная сумка.

спиральное дробление, принявшее форму билатерального. Билатеральное дробление свойственно и яйцам нематод, у которых оно также является особым вариантом спирального дробления яиц. Этот факт заставляет исследователей искать предков скребней среди групп, от которых произошли нематоды. В некоторых отношениях скребни близки к нематодам, являясь первичнополостными формами. Однако нет основания считать, что скребни произошли от нематод. Скорее всего правильна точка зрения, согласно которой скребни произошли от группы, общей и для нематод с гастротрихами и для скребней. Такой узловой предковой группой можно считать *ресничных червей*, т. е. *турбеллярий*, для которых очень типично и спиральное дробление яиц. Ряд признаков скребней (наличие первичной полости тела, архитектоника центральной нервной системы, особенности организации кожно-мускульного мешка) сближает их с нематодами.

Скребни — особая, специализированная ветвь первичнополостных форм (немательминтов), глубоко измененная паразитизмом. Рассмотрим *скребня-великана* (Macrocanthorhynchus hirudinaceus) как представителя группы скребней. Самцы его достигают 70—150 мм, а самки — 300—650 мм. Промежуточными хозяевами этого скребня служат *майский хрущ* и *бронзовка* (Cetonia aurata), а окончательными *собака*, а также *домашние* и *дикие свиньи*. Достоверных случаев паразитирования скребня-великана в человеке неизвестно. «Оно возможно, — пишет академик Е. Н. Павловский, — лишь при условии проглатывания личинок пластинчатоусых жуков, что едва ли комулибо придет в голову». В кишечнике рыб часто можно наблюдать Echinorhynchus proteus, E. gadi, Acanthocephalus lucii; у утиных птиц — E. polymorphus.

КЛАСС ПРИАПУЛИДЫ (PRIAPULIDA)

К классу *приапулид* принадлежит всего несколько родов и около десятка видов очень своеобразных морских животных.

Строение. Передняя часть тела образует у них вворачивающийся хоботок (рис. 306). У одних видов хоботок небольшой, у других на него приходится значительная часть общей длины животного. На заднем конце тела у части видов имеется длинный хвостовой придаток. У мелких приапулид длина тела составляет несколько миллиметров, у крупных достигает 10, а в отдельных случаях даже 20 см.

Покровный эпителий приапулид выделяет на поверхности кутикулу. Кутикулярная пластинка у этих животных тонкая и гибкая, функции наружного скелета она не несет. На поверхности тела имеются многочисленные шиповидные выросты. Нередко они снабжены на конце отверстием и приобретают вид трубочек. Эти образования имеют важное значение для движения приапулид и одновременно представляют собой чувствительные органы. У основания трубочек в покровном эпителии могут иметься железистые клетки. Гораздо менее распространены у приапулид специальные железистые образования, вроде железистых бородавок на заднем конце тела (рис. 307). Шипы, расположенные на хоботке, получили название скалид. Они лежат на нем 25 продольными рядами. Только у одного вида (Meiopriapulus fijiensis) число таких рядов составляет около 150. У сидячих приапулид (род Maccabeus) передние скалиды превращены в двухветвистые щупальца (рис. 308). По остальному телу шипы расположены без определенного порядка, обычно более или менее равномерно. У *тубилюхуса* (род Tubiluchus) такие образования (по-видимому, представляющие собой прикрепительные трубочки) сосредоточены в основном на брюшной стороне тела. Под покровным эпителием у приапулид располагается хорошо развитая кожная мускулатура (рис. 307). С одной стороны, она имеет еще достаточно сходное строение по всему телу, равномерно подстилая эпителий двумя слоями — наружным кольцевым и внутренним продольным, что позволяет говорить о наличии у приапулид кожно-мышечного мешка. С другой стороны, однако, в кожной мускулатуре приапулид уже выражено разделение на отдельные мышечные ленты. Так, кольцевая мускулатура образует многочисленные тесно сближенные валики, обычно придающие покровам животного характерный кольчатый вид. Продольная мускулатура в туловище представлена единым мощным слоем мышечных волокон, в хоботке же разбита на отдельные ленты, соответствующие рядам скалид. Вворачивание хоботка обеспечивают особые мышцы — ретракторы.

Ротовое отверстие располагается у приапулид на переднем конце тела и ведет в мускулистую глотку, снабженную кутикулярными глоточными зубами. В передней части глотки зубы крупные, в задней — мелкие и очень многочисленные. За глоткой следует пищевод, задняя часть которого у некоторых приапулид образует так называемый политеридиум — расширенный участок с мощной мускулатурой и кутикулярными бугорками. Служит политеридиум, вероятно, для измельчения проглоченной пищи.

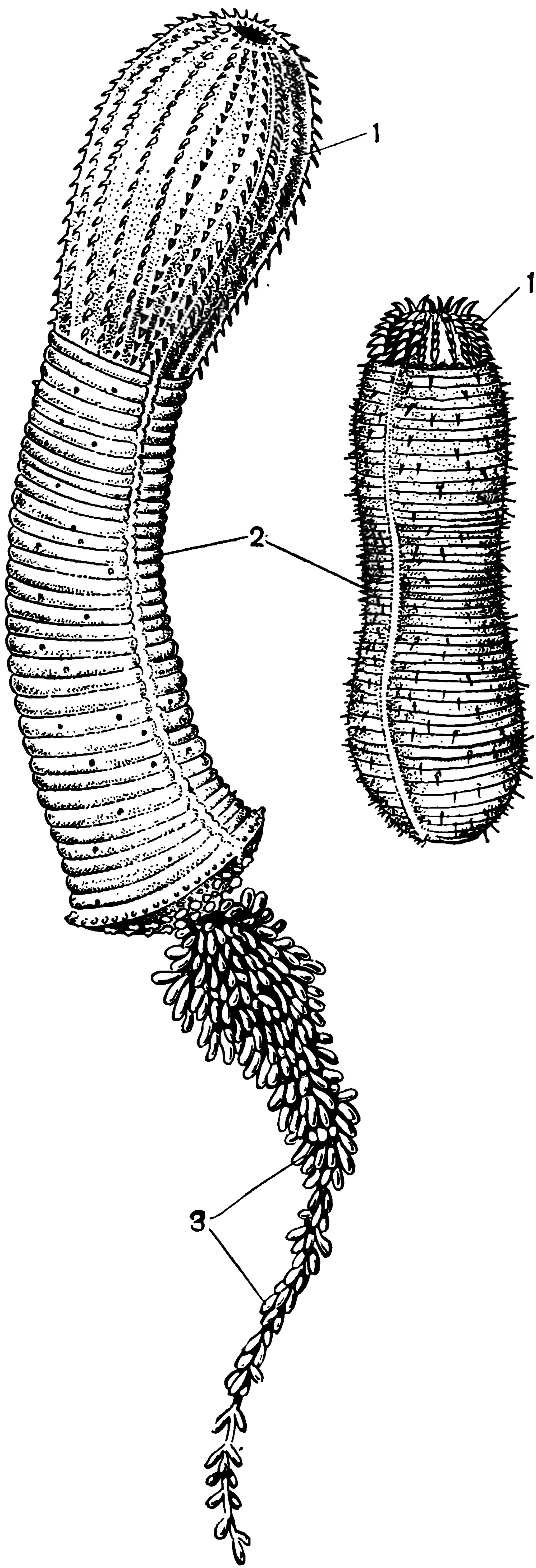


Рис. 306. Приапулюс (Priapulus caudatus, *слева*) и халикриптус (Halicryptus spinulosus, *справа*):

1 — хоботок; *2* — тело; *3* — хвостовой придаток.

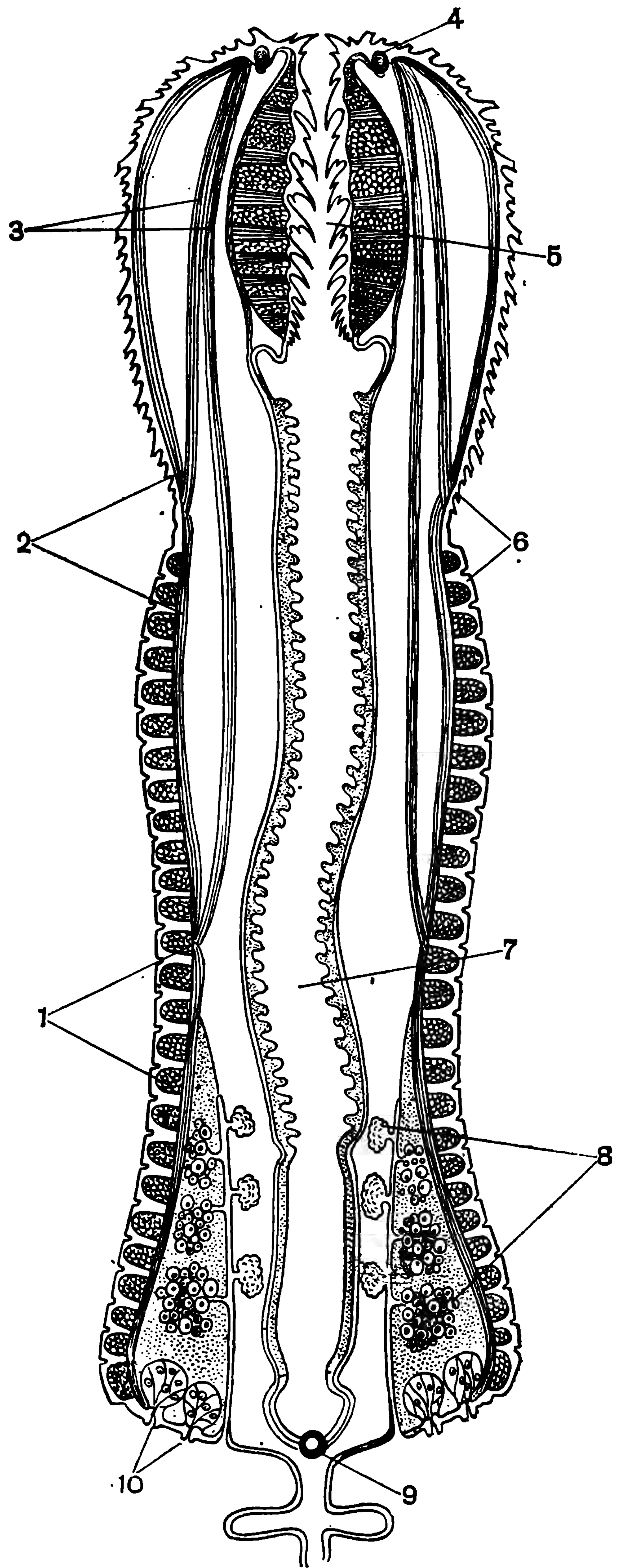


Рис. 307. Схема организации приапулид:

1 — валики кольцевой мускулатуры; *2* — продольная мускулатура; *3* — ретракторы хоботка; *4* — окологлоточное нервное кольцо; *5* — глотка; *6* — кутикулярный эпителий; *7* — кишка; *8* — урогенитальный орган; *9* — анальное отверстие; *10* — железы.

ПОДПИСИ ПОД ЦВЕТНЫМИ ТАБЛИЦАМИ 47—54

Таблица 47. Трематоды (Trematoda).
Спороцисты разных видов окрашены различно:

1 — зеленая спороциста Вудхеда (Leucochloridium woodhaedi);
2 — бородавчатая спороциста (L. vogtianum);
3 — буро-зеленая спороциста (L. astrachanicum);
4 — моллюск янтарка, зараженный двумя видами спороцист — бурой (L. problematicum) и зеленой (L. paradoxum).

Таблица 48. Свиной солитер (Taenia solium).

1, 2, 3 — соответственно свиной солитер, головки свиного и бычьего солитеров.

Таблица 49. Коловратки:

1 — Testudinella patina;
2 — Polyarthra dolichoptera;
3 — Trichotria pocillum;
4 — Synchaeta pectinata;
5 — Trichocerca rattus;
6 — Asplanchna priodonta;
7 — Kellicottia longispina;
8 — Collotheca neptabrachiata;
9 — Microcodon clavus;
10 — Conochilus unicornis;
11 — Notommata copeus;
12 — Stephanoceros fimbriatus;
13 — Keratella quadrata.

Таблица 50. Различные виды немертин:

1 — Nectonemertes mirabilis;
2 — Eunemertes echinoderma marion;
3 — Tubulanus;
4 — Malacobdella grossa;
5 — Lineus geniculatus;
6 — Tetrastemma rusticum.

Таблица 51. Немертина Lineus longissimus.

Таблица 52. Пелагические полихеты:

1 — Typhloscolex;
2 — Nectochaeta;
3 — Sagittella;
4 — Lopadorhynchus;
5 — Tomopteris;
6 — Alciopidae.

Таблица 53. Различные донные и пелагические полихеты:

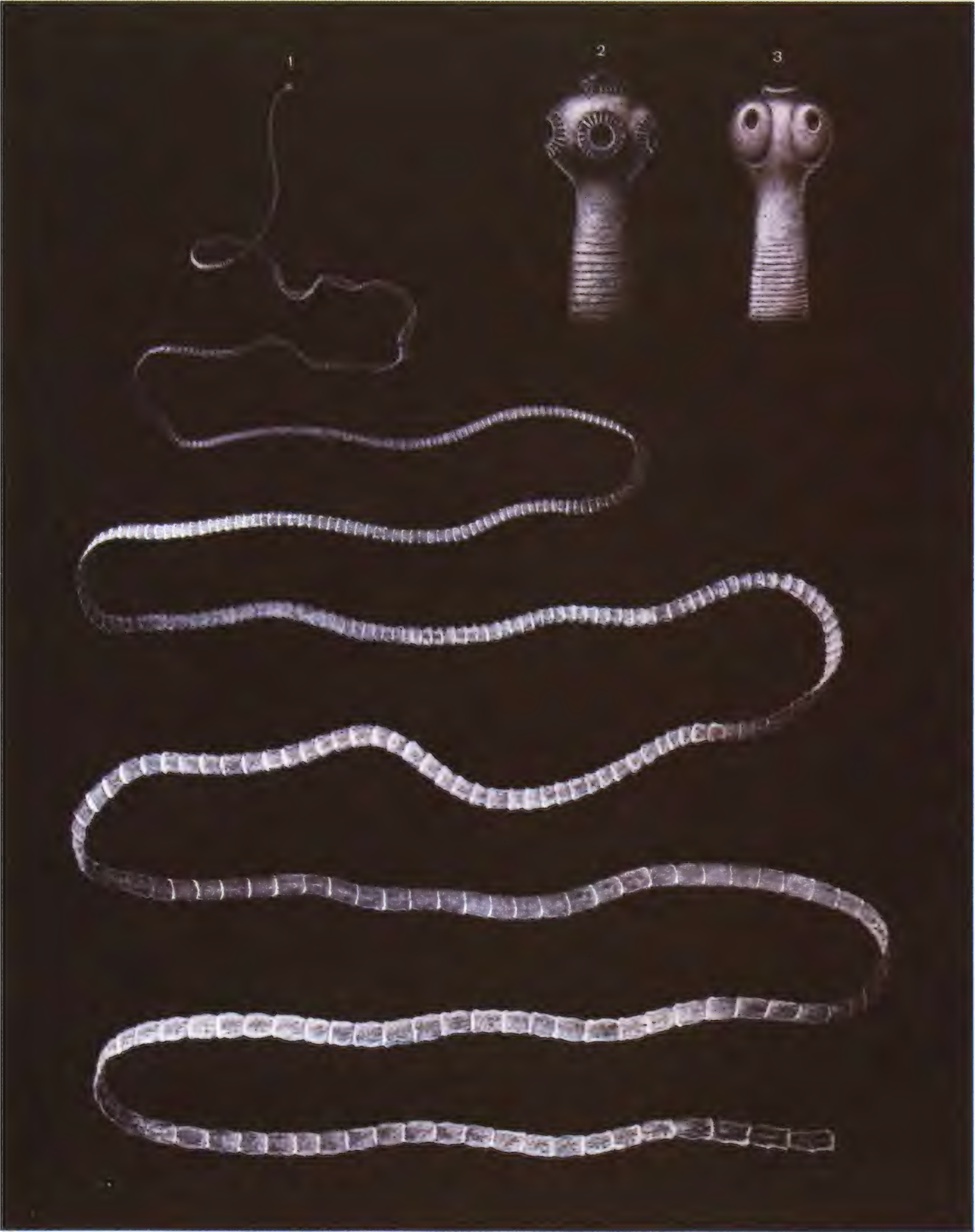
1 — томоптерис (Tomopteris renata);
2 — спирографис (Spirografis spallanzanii);
3 — протула (Protula protula);
4 — серпула (Serpula vermicularis);
5 — нереис (Nereis pelagica);
6 — афродита, или морская мышь (Aphrodite aculeata);
7 — эвное (Eunoe nodosa);
8 — нереис зеленый (Nereis virens);
9 — пескожил (Arenicola grubei);
10 — автолитус (Autholytus pictus);
11 — амфитрита (Amphitrita jonstoni);
12 — онуфис (Onuphis conchilega).

Таблица 54. Светящиеся морские кольчецы:

1 — краб, поедающий полиноиду (2);
3 — угорь, извлекающий из трубки хетоптера (4);
4 — светящийся хетоптер (Chaetopterus) в норке;
5 — светящаяся силлида (Pterosyllis).


1
2
3
4

Таблица 48. Свиной солитер (Taenia solium)




1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Таблица 50. Различные виды немертин

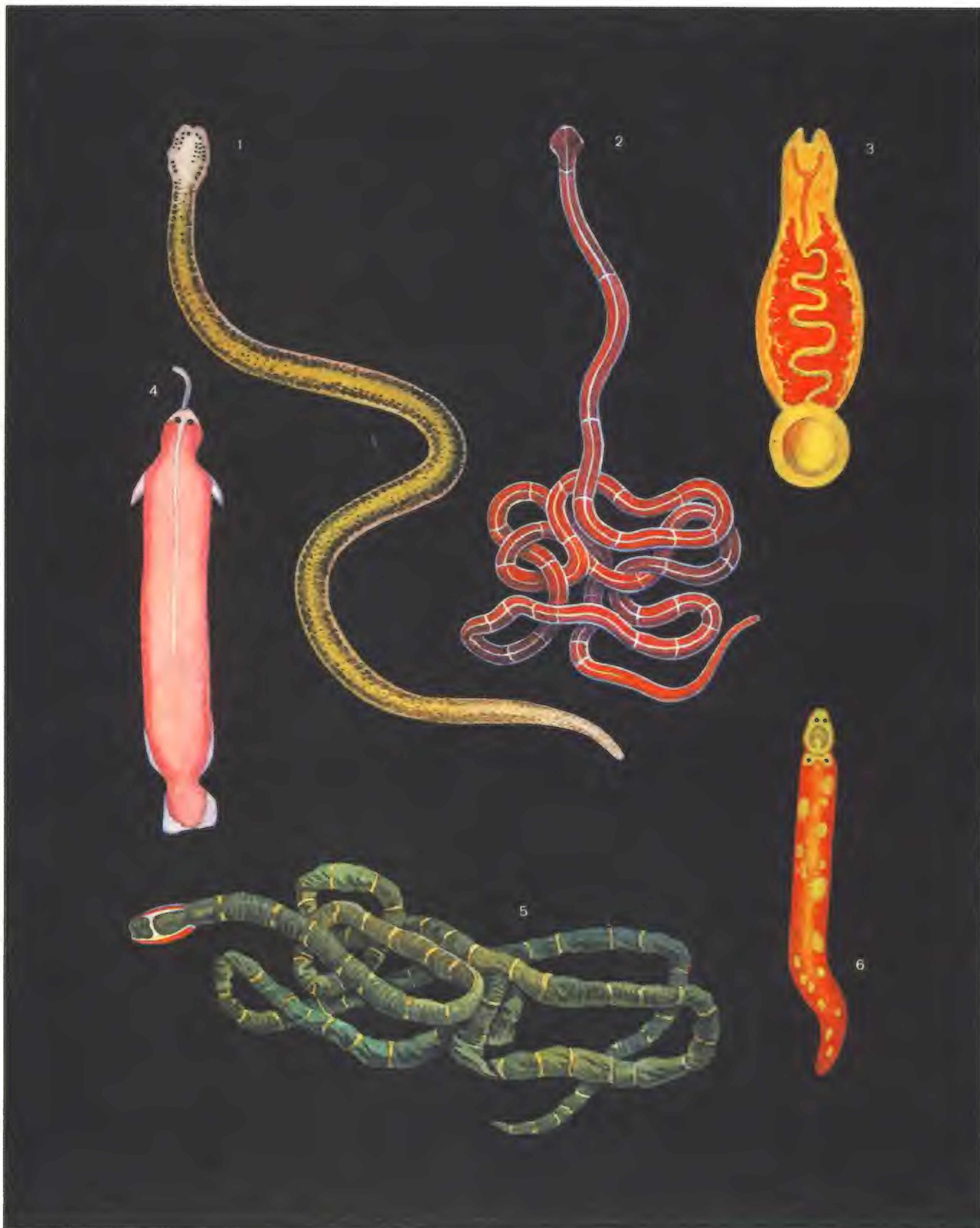


Таблица 51. Немертина Lineus longissimus



Таблица 52. Пелагические полихеты

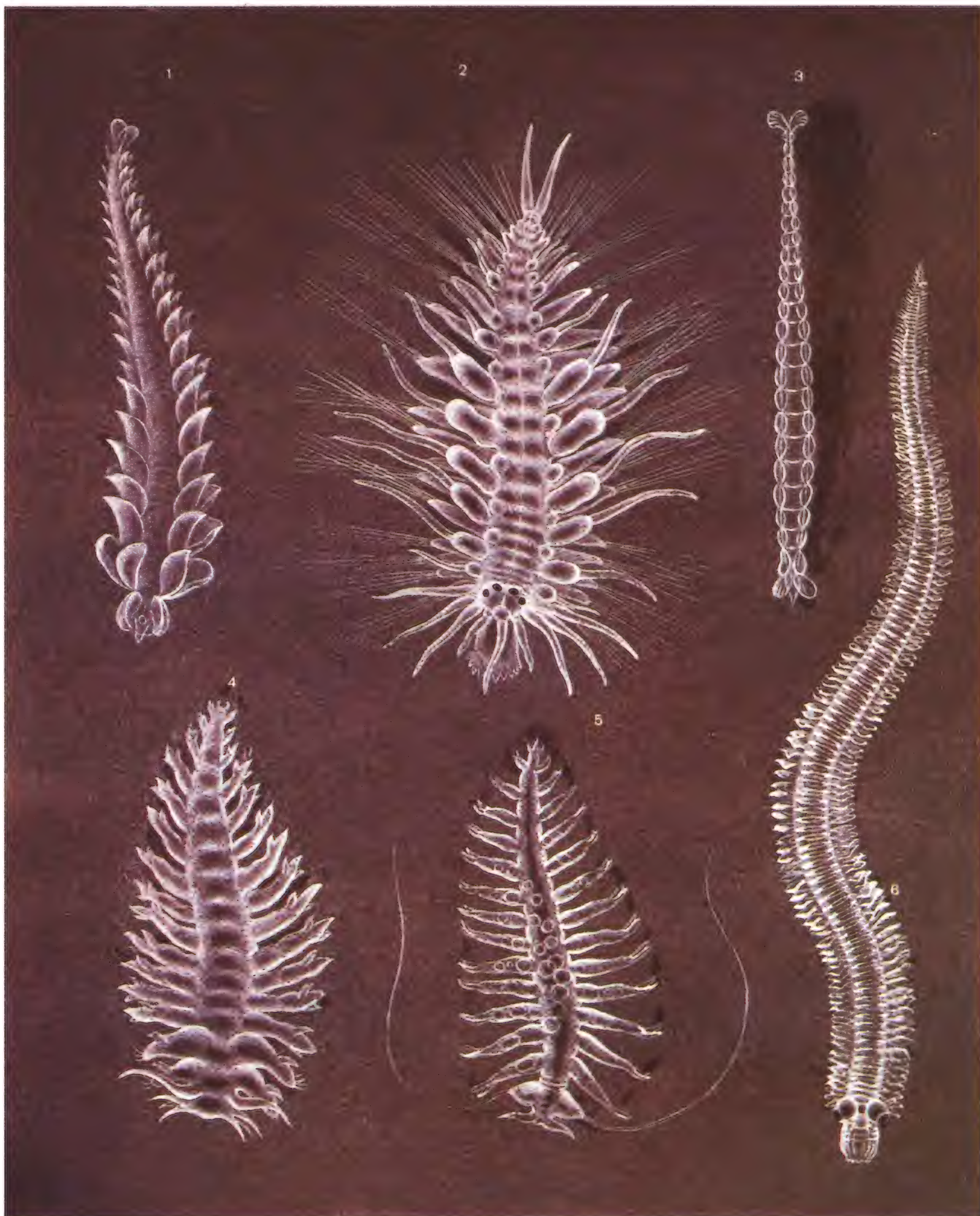


Таблица 53. Различные донные и пелагические полихеты



Т а б л и ц а 54. Светящиеся морские кольчецы



Кишка открывается анальным отверстием на заднем конце тела.

Между кишкой и стенкой тела у приапулид располагается обширная полость тела. В полостной жидкости имеются многочисленные клетки двух типов: эритроциты и гранулоциты. Эритроциты содержат дыхательный пигмент — гемэритрин и служат для запасания кислорода. Гранулоциты осуществляют защитную функцию. Они обладают амебоидной подвижностью, способны фагоцитировать мелкие частицы (например, попавших в полость тела бактерий), а также образуют сгустки, закрывающие рану при механическом повреждении тканей.

Центральная нервная система приапулид представлена околоротовым кольцом и брюшным нервным стволом. С околоротовым кольцом всегда связаны восемь расположенных по кругу шипов, обильно снабженных чувствительными нервными клетками. От околоротового кольца отходят многочисленные продольные нервы. Одни из них проходят под рядами скалид в хоботе, другие идут по хоботу между рядами скалид и далее назад вдоль тела. От брюшного ствола отходят многочисленные кольцевые нервы, расположение которых соответствует мышечным валикам кожной мускулатуры. В отличие от околоротового кольца и брюшного ствола, отходящие от них нервы не содержат нейронов и состоят лишь из отростков нервных клеток. Еще один нервный центр располагается на границе кишки и пищевода. Он обеспечивает иннервацию кишки и связан с околоротовым кольцом нервным сплетением глотки.

Органы чувств изучены у приапулид недостаточно. Кроме скалид и шиповидных придатков туловища, чувствительную функцию осуществляют у приапулид, вероятно, и некоторые другие органы, в частности флоскулы — мелкие образования на поверхности тела, по виду напоминающие цветок с порой в центре «венчика».

Кровеносной системы у приапулид нет. Функции крови выполняет у этих животных полостная жидкость с содержащимися в ней клетками. Дышат приапулиды всей поверхностью тела. Хвостовые отростки, свойственные части приапулид, имеют тонкую стенку и, судя по всему, облегчают поступление кислорода в полостную жидкость. Однако они не играют в дыхании ведущей роли. У приапулюса, например, хвост легко утрачивается и, пока он не регенерирует, черви прекрасно обходятся без него.

Половая система у приапулид совмещена с выделительной. Каждый червь имеет на заднем конце тела пару так называемых урогенитальных органов. Они представляют собой разветвленные трубочки с эпителиальной стенкой. Из клеток этого эпителия развиваются половые клетки. В эти же трубочки открываются протонефридии, представленные группами тесно сближенных воротничковых клеток с одним жгутиком (подробнее о функции протонефридиев рассказано в разделе, посвященном общей характеристике типа плоских червей). Открываются урогенитальные органы парой отверстий на заднем конце тела. Приапулиды раздельнополы. Оплодотворение у них,по-видимому, внутреннее. Характер дробления яйца у приапулид напоминает радиальное дробление вторичноротых животных. Рот закладывается у них на будущем переднем конце животного, независимо от кишечника. Из яйца выходит личинка очень простого строения, которое остается неизвестным в деталях. Лучше изучена следующая личиночная стадия. Кроме недоразвития полового аппарата, эта личинка отличается от взрослого червя тем, что кутикула задней части тела образует у нее твердый панцирь из продольных пластин (рис. 309). При необходимости личинка может полностью втягиваться внутрь панциря, вход в него при этом также закрывается спереди особыми кутикулярными пластинками.

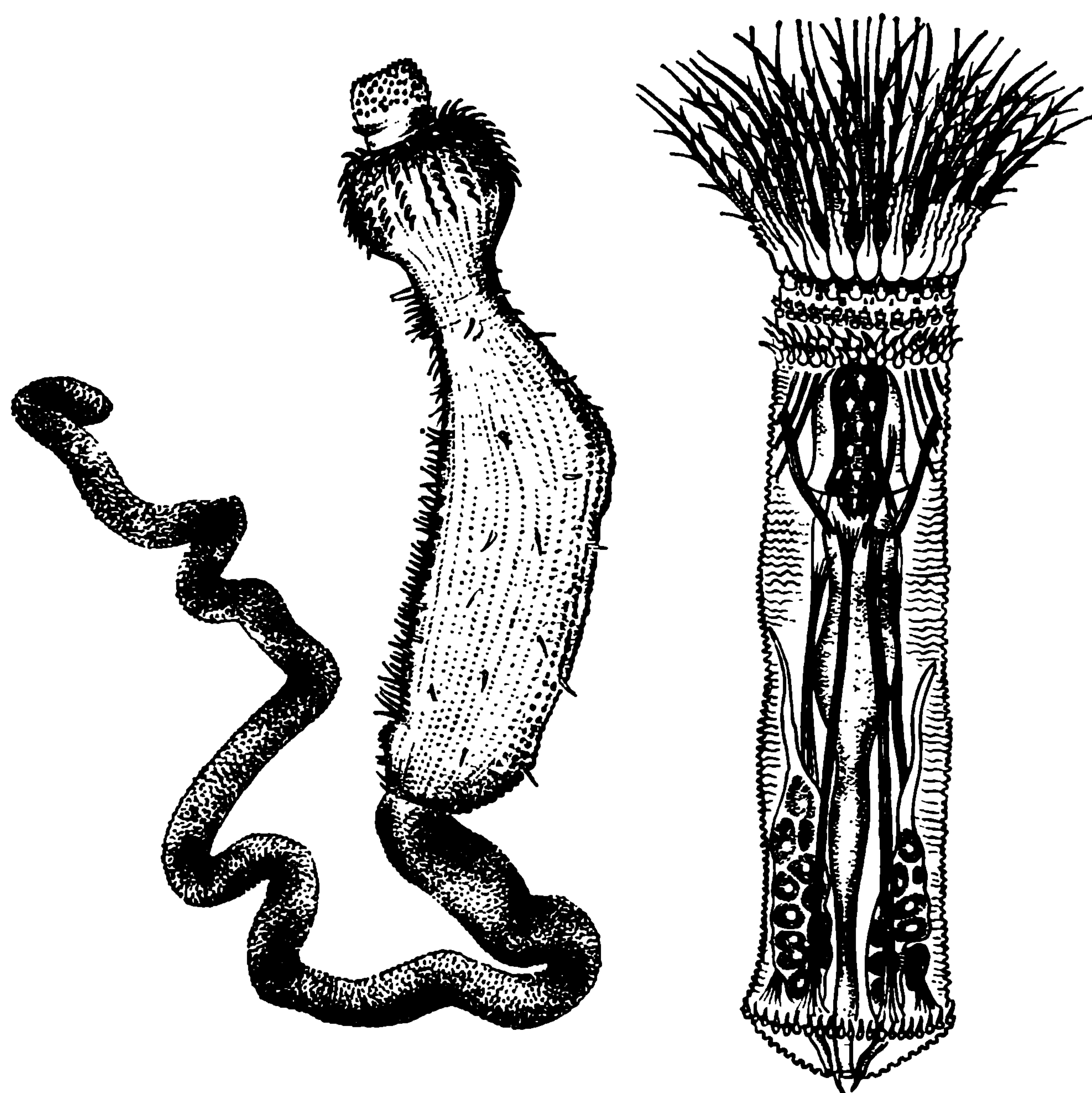


Рис. 308. Тубилюхус (Tubiluchus corallicola, *слева*) и маккабеус (Maccabeus tentaculatus, *справа*).

Распространение и среда обитания. Приапулиды живут исключительно в море. Крупные представители этой группы, например, из рода приапулюс, встречаются только при достаточно низкой температуре воды. В холодных и умеренных водах они обитают на литорали и в сублиторали, в тропической зоне живут исключительно на больших (несколько тысяч метров) глубинах. Мелкие приапулиды (Tubiluchus, Maccabeus, Meiopria-

pulus), напротив, известны из тропических и субтропических вод. Совершенно необычен способ передвижения приапулид. При сокращении кольцевой мускулатуры тело червя удлиняется, а давление полостной жидкости выворачивает хоботок. Задний конец червя, однако, остается расширенным. Кроме того, смещению назад препятствуют расположенные на стенке тела шипики или особые образования на заднем конце тела (например, кольцевые папиллы приапулюса). Таким образом, в результате сокращения кольцевой мускулатуры передний конец тела несколько смещается вперед. Теперь скалиды и расширенный хоботок заякориваются в грунте, а вследствие сокращения продольной мускулатуры тело подтягивается к хоботку. Затем хоботок вновь вворачивается и цикл движения повторяется.

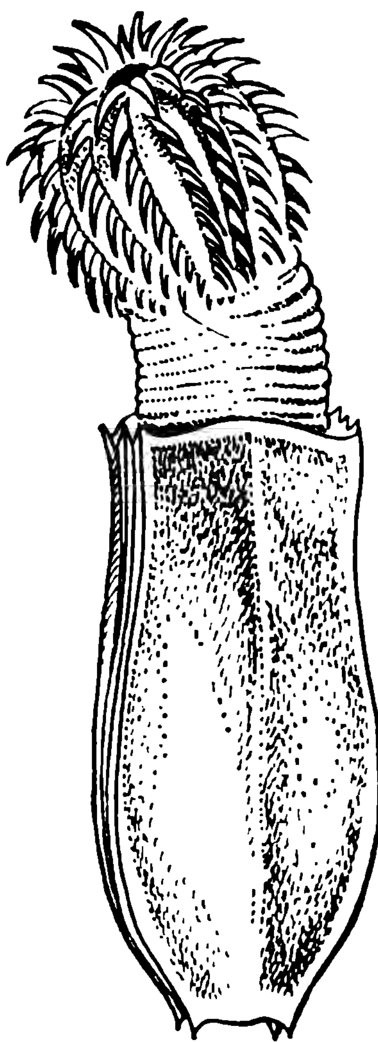
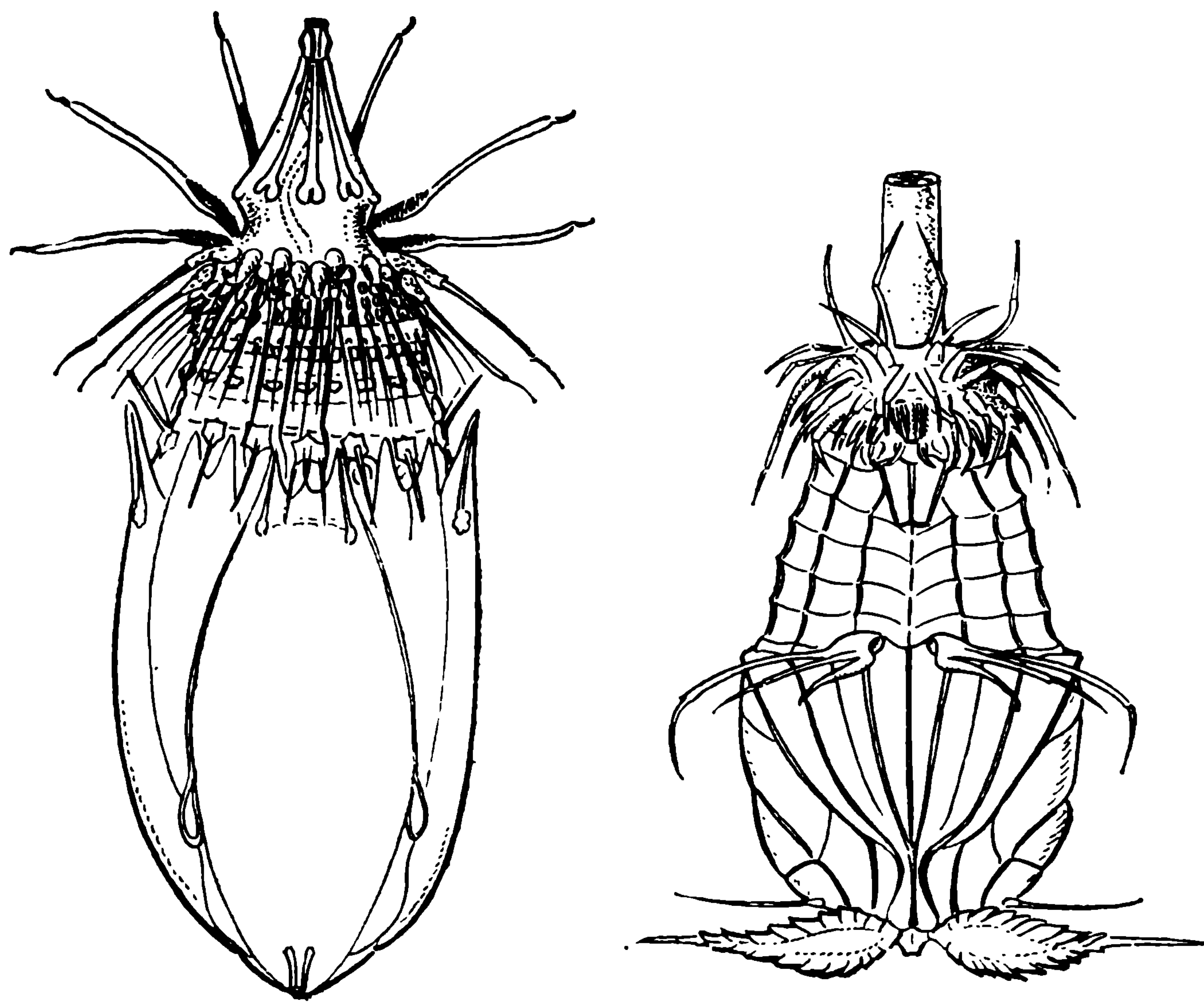


Рис. 309. Личинка халикриптуса (Halicryptus spinulosus).

Наиболее подробно изучен образ жизни у *приапулюса* (Priapulus caudatus) и *халикриптуса* (Halicryptus spinulosus), часто встречающихся в Северной Атлантике, в том числе и в наших водах (рис. 306). Эти животные обычно обитают на мягком илистом грунте, хотя могут быть встречены и в других биотопах. Оба вида легко проникают в опресненные воды. Эти животные ведут хищный образ жизни, они способны поедать добычу, не уступающую им по размеру тела. При нападении на добычу приапулиды зацепляют ее глоточными зубами и, удерживая жертву хоботком, постепенно заглатывают ее целиком. Пищей служат им в основном различные многощетинковые черви, но они могут поедать также голотурий, офиур и других животных, включая представителей собственного вида. Живут крупные приапулиды долго, вероятно, несколько лет. Только длительность стадии панцирной личинки составляет у приапулюса около двух лет. Приапулид нередко поедают рыбы, и в некоторых районах Англии и Германии они даже используются рыболовами в качестве наживки.

Мелкие приапулиды из родов Tubiluchus и Meiopriapulus обитают на песчаном грунте в верхней сублиторали. Очень своеобразный образ жизни ведут виды рода маккабеус (Maccabeus) (рис. 308). Как уже отмечалось выше, часть скалид превращена у этих животных в своеобразные длинные щупальца. Они обитают в трубках, склеенных из растительного материала слизистыми выделениями червя. Предполагается, что животные расправляют щупальцевую крону и ждут, пока внутрь нее не заплывет возможная жертва (например, мелкий рачок). После этого щупальца смыкаются над ним и жертва проглатывается.

Рис. 310. Наналорикус (Nanaloricus mysticus): *слева* — взрослое животное (самка), *справа* — личинка.



Эволюция приапулид. Приапулиды — очень древняя группа животных, известная в ископаемом состоянии с кембрийского периода. Происхождение приапулид остается невыясненным. Полость тела приапулид лишена эпителиальной выстилки, но во всех остальных отношениях настолько похожа на вторичную полость тела (целом), что приапулид рассматривают и как животных, лишенных целома, и как целомические формы. В эмбриональном развитии и строении нервной системы приапулид есть существенные признаки сходства со вторичноротыми животными, но они также требуют дальнейшего изучения. В настоящее время в учебниках и руководствах по зоологии приапулид чаще всего рассматривают в составе первичнополостных червей.

Прежде чем закончить разговор о приапулидах, следует сказать несколько слов еще об одной группе животных, описанной лишь в 1983 г. датским ученым Р. М. Кристенсеном. Она получила название *лорицифер* (Loricifera) и представлена пока одним видом Nanaloricus mysticus. Размер половозрелых лорицифер составляет меньше четверти миллиметра, по виду они напоминают личинок приапулид (рис. 310). Как и у приапулид, на переднем конце тела у лорицифер имеется хоботок, снабженный девятью венцами скалид. В переднем венце, как и у приапулид, имеется восемь так называемых клавоскалид, но в остальных венцах скалиды не образуют типичных для настоящих приапулид 25 продольных рядов. Задняя часть тела покрыта панцирем из продольных пластинок; в этот панцирь животное может

прятаться целиком. Самцы лорицифер внешне несколько отличаются от самок, так как часть передних скалид у них разделена на три ветви. Личинка лорицифер отличается от взрослого животного тремя особенностями. Во-первых, более сильно развиты кутикулярные пластинки между панцирем и хоботком. Во-вторых, на брюшной стороне тела у нее располагается своеобразный орган передвижения, состоящий из трех пар шиповидных придатков. В-третьих, на заднем конце личинки имеется пара очень характерных листовидных придатков. Загребая ими как веслами, личинка может быстро плавать.

Хотя до настоящего времени описан только один вид лорицифер, фауна этих животных несомненно богаче. Описываемые животные были встречены в разных районах океана — от Гренландии до тропиков, на глубинах от 15 до 480 м на крупнопесчаном или состоящем из обломков ракушек грунте.

Близость лорицифер к приапулидам не вызывает сомнений. Не исключено, что они представляют собой неотенических (т. е. приобретших способность к половому размножению на личиночной стадии) приапулид или животных, очень близких к ним.

Лишь дальнейшие исследования смогут показать, следует ли включать этих животных в класс приапулид, или рассматривать как особую группу равного с приапулидами ранга.

КЛАСС КАМПТОЗОА, ИЛИ СГИБАЮЩИЕСЯ (KAMPTOZOA)

Небольшая группа, объединяющая около 60 видов в основном морских, донных, преимущественно колониальных животных, образующих небольшие тонкие и нежные колонии, состоящие из основной части в виде паутинки, покрывающей субстрат (камни, ракушки и др.). От этой основы поднимаются вверх стебельки высотой в 2—3 мм, имеющие тонкую органическую эластичную оболочку. На конце стебельков находятся чашечки, в которых помещаются все внутренние органы — кишечник, выделительная система и половые железы. Вторичной полости тела (целома) у них нет и промежутки между органами заполнены особой рыхлой тканью — паренхимой. Чашечки сверху плоские и по окружности несут венец коротких простых щупалец (рис. 311).

Изогнутый кишечник начинается ротовым отверстием, находящимся на верхней поверхности чашечки, на одном ее конце. Пищевод идет вниз к основанию чашечки и переходит в довольно объемистый желудок, который лежит поперек нее. На противоположном конце от желудка отходит задняя кишка, которая идет вверх и открывается анальным отверстием внутри кольца щупалец.

Выделительными органами являются протонефридии. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Обмен газов присходит через щупальца. Нервная система довольно примитивная и представлена одним узлом, лежащим неглубоко в паренхиме между ротовым и анальным отверстиями, ближе к первому. Органами чувств являются щупальца.

Камптозоа бывают как раздельнополые, так и гермафродитные. Половые железы в виде небольших мешочков лежат в паренхиме. Яйцеклетка, прежде чем выйти наружу, дозревает в особом углублении, выводковой камере, на верхней поверхности чашечки. Развитие с метаморфозом: имеется свободноплавающая довольно сложная личинка, которая некоторое время активно плавает в толще воды при помощи ресничек, затем опускается на дно и превращается в первичную особь, которая после бесполого размножения (почкованием) образует колонию.

Положение камптозоа в системе животного мира было неясным. Долгое время их соединяли вместе с мшанками в единую группу, выделяя внутри этой группы в виде подкласса под названием *внутрипорошицевые* (Endoprocta) на основании положения анального отверстия внутри кольца щупалец, в отличие от мшанок, у которых оно располагается вне такового. Когда было установлено, что у них нет настоящей полости тела и имеются протонефридии, такое соединение, естественно, отпало.

В настоящее время сгибающихся рассматривают как особую группу, близкую к низшим червям, причем, в отличие от свободнодвигающихся брюхоресничных и особенно коловраток, они занимают особое положение, как перешедшие к сидячему образу жизни.

Название «сгибающиеся» основано на интересном свойстве этих животных: когда они испытывают какое-либо раздражение, стебелек при помощи продольных мышц сгибается и животное выводится из сферы раздражения. Когда раздражение проходит, стебелек благодаря эластичной оболочке вновь выпрямляется и поднимает чашечку над субстратом, где ее щупальца могут опять нормально фильтровать окружающую воду. Сгибающиеся имеют еще одну интересную биологическую особенность — большую способность к регенерации: когда чашечка по каким-либо причинам отмирает, стебелек может восстановить ее и все внутренние органы.

Распространены камптозоа широко, они встречаются во всех морях, но благодаря своим мелким размерам и миниатюрности колоний часто, по-ви-

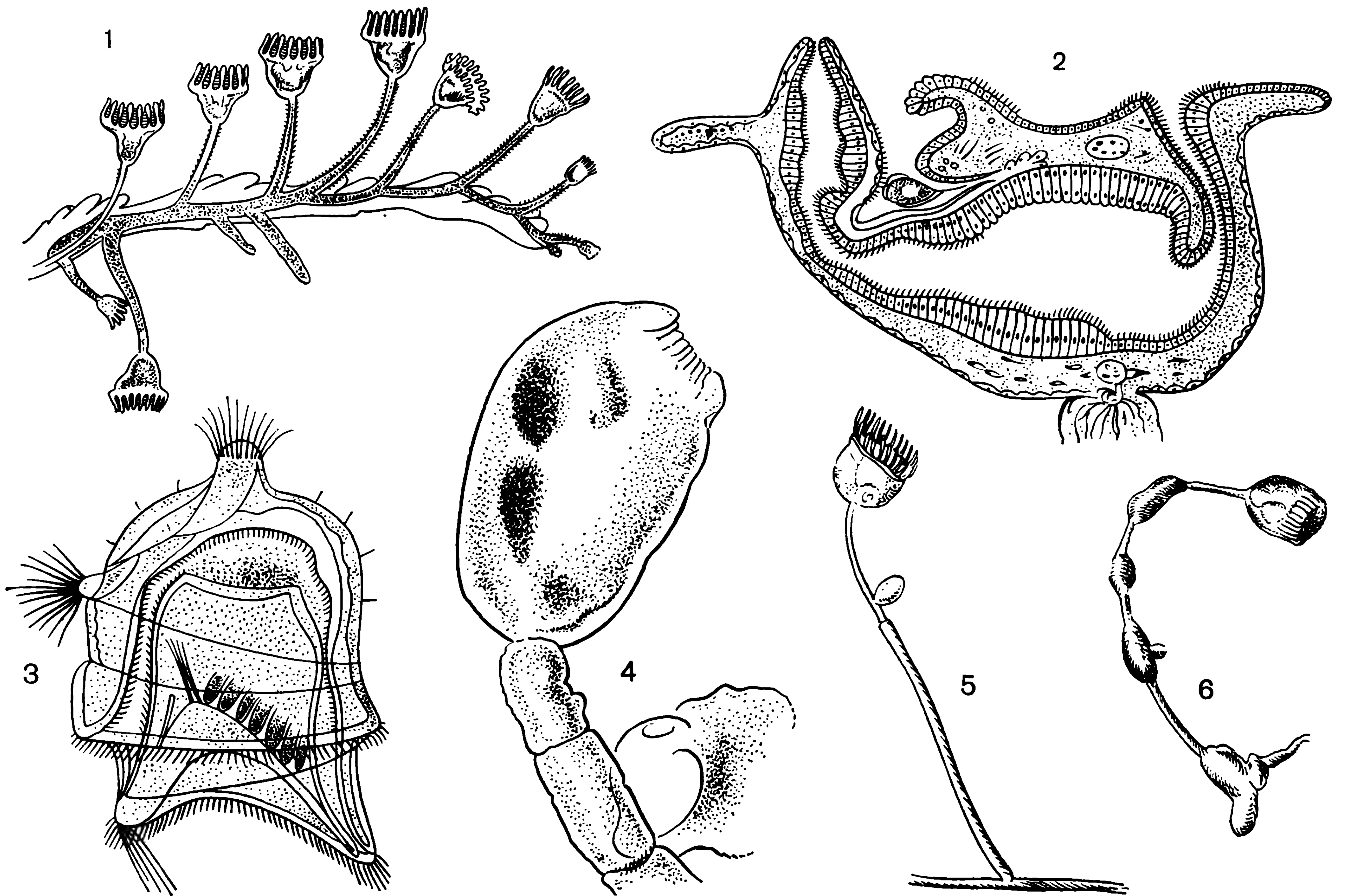


Рис. 311. Камптозоа (Kamptozoa), или сгибающиеся Pedicellina:

1 — часть колонии; *2* — продольный разрез через чашечку; *3* — личинка; *4* — Urnatella gracilis — чашечка с частью стебелька (внутри виден пищевой комок); *5*, *6* — Arthropodaria kowalevski (*5* — выпрямившаяся, *6* — сгибающаяся).

димому, не замечаются исследователями. Для того чтобы обнаружить камптозоа, необходимо тщательно просматривать субстрат, на котором они могут образовывать свои колонии (мелкие камни, водоросли и особенно мертвые ракушки, а также другие подводные предметы). Соленость и температура воды их, по-видимому, не лимитируют, так как они встречены в целом ряде опресненных мест Черного моря, например в глубине Севастопольской бухты около устья Черной речки. В последнее время камптозоа обнаружены в Каспийском море. В этом случае они, конечно, мигранты, попавшие пассивно через Волго-Донской канал, и являются в Каспии представителями азово-черноморской, а возможно, и средиземноморской фауны.

Такие длительные «путешествия» можно объяснить интересной биологической особенностью камптозоа. Попав в новые, неблагоприятные для них условия существования, они способны сбрасывать чашечки, а затем, приспособившись к новым условиям, регенерировать их и все внутренние органы (Н. В. Насонов, 1926).

Что касается пресных вод, то в них камптозоа встречаются редко. До конца прошлого века они были известны только в Северной Америке (Urnatella gracilis), затем были пассивно, по-видимому при помощи судов, перенесены в Европу, сперва в Бельгию, а затем быстро расселились по водным путям Центральной Европы и уже в 1960 г. были обнаружены в реке Тиссе. В наших пределах они обнаружены пока только в низовьях Днестра.

ТИП НЕМЕРТИНЫ

(NEMERTINI)

Название «немертины» было предложено в XIX в. Впервые знаменитый французский зоолог Ж. Кювье (1815) дал это название одной из немертин, известной ныне как Lineus longissimus. Кювье назвал этого длинного «червя» — Nemertes, а в 1831 г. другой знаменитый ученый — Х. Г. Эренберг обозначил так всю группу и дал ей название, сохранившееся поныне, — Nemertini. Долгое время оставалось неясным положение *немертин* в зоологической системе. О. Ф. Мюллер в 1776 г. причислил немертин к роду аскарид (круглые черви). Кювье был первым ученым, который выделил немертин из группы ресничных червей. Однако еще в течение длительного времени положение немертин в зоологической системе оставалось неясным. Некоторые ученые склонялись к сближению немертин с кольчатыми червями — *аннелидами*. Однако после тщательного изучения организации немертин стало ясным, что они образуют обособленную группу животных, все же родственных ресничным червям — *турбелляриям*. Главная заслуга в выяснении характеристики немертин принадлежит немецкому зоологу Отто Бюргеру. В настоящее время известно 1000 видов немертин.

Основные особенности организации. Немертины обладают оригинальной организацией, что долгое время препятствовало установлению их положения в зоологической системе. У немертин очень длинное тело, хотя известны и формы небольших размеров, и похожие на пиявок. Однако в большинстве случаев это очень тонкие и длинные формы (рис. 312). Обычно тело их круглое в поперечном сечении. Наименьшие формы достигают всего 3—10 мм, однако английский зоолог Мак Интош нередко обнаруживал у берегов Великобритании немертину Lineus longissimus, достигающую 5—8 м в длину, при ширине тела, равной 2,5—9 мм. Большинство видов достигает всего 2—20 см в длину при ширине в 1—5 мм. Эти соотношения очень характерны для немертин — все они тонкие, шнуровидные. Более толстые формы, напоминающие пиявок, — исключение. Однако главнейшие отличительные признаки организации немертин не в размерах и не в пропорциях тела. Еще важнее некоторые особенности их организации (рис. 313). Тело немертин покрыто эпителием, очень богатым железами и несущим, как у турбеллярий, ресничный покров. Под эпителием развита многослойная мускулатура. Как у плоских червей, у немертин нет полости тела и пространство между внутренними органами и стенками тела заполнено паренхимой. Нервная система — в виде головного узла («мозга») и двух продольных нервных стволов. В этих признаках немертины, как видим, обладают значительным сходством с плоскими червями. Однако у них имеются органы, ставящие немертин на более высокую ступень развития. Во-первых, кишечник всегда снабжен заднепроходным отверстием. Во-вторых, хотя у немертин нет специальных органов дыхания, зато развита кровеносная система, которой у плоских червей нет. Нужно далее отметить, что кровеносная система немертин замкнутая, т. е. что кровь обращается только по кровеносным сосудам. Это, несомненно, признак более высокой организации. Характернейший орган немертин — хобот. Он лежит в особом влагалище над кишечником, наружу высовывается или через особое отверстие, или через рот. При этом хобот ввернут в хоботную полость, или ринхоцелом. Сокращением специальной мускулатуры хобот выдвигается наружу как вывернутый палец перчатки. Особые мышцы ретракторы (втягиватели) могут вернуть хобот в исходное положение. Хобот — грозное орудие немертин. Немертины — хищники. У некоторых из них хобот снабжен специальной ядовитой железой и острым стилетом, пронзающим жертву. Крупные немертины нападают даже на мелких рыб, но главной их пищей служат кольчатые черви (аннелиды). Питание осуществляется обычным путем. У немертин имеется ротовое отверстие, расположенное на переднем конце брюшной стороны тела. Оно ведет в глотку, переходящую в длинную кишку, над передней частью которой и лежит хобот. Кишка имеет боковые карманы и переходит в заднюю кишку, открывающуюся, как уже выше сказано, наружу анальным отверстием.

Кровеносная система состоит из двух боковых продольных стволов и одного спинного, проходящего вдоль средней кишки. Кровь у немертин бесцветная или красная, и течет она от заднего конца тела к переднему. Два коротких сосуда с мерцательными клетками выполняют функции выделительного аппарата. Головные нервные узлы достигают значительного развития и образуют «мозг» немертин. От этого «мозга» берут свое начало два продольно-боковых нервных ствола. Следует отметить, что головные нервные уз-

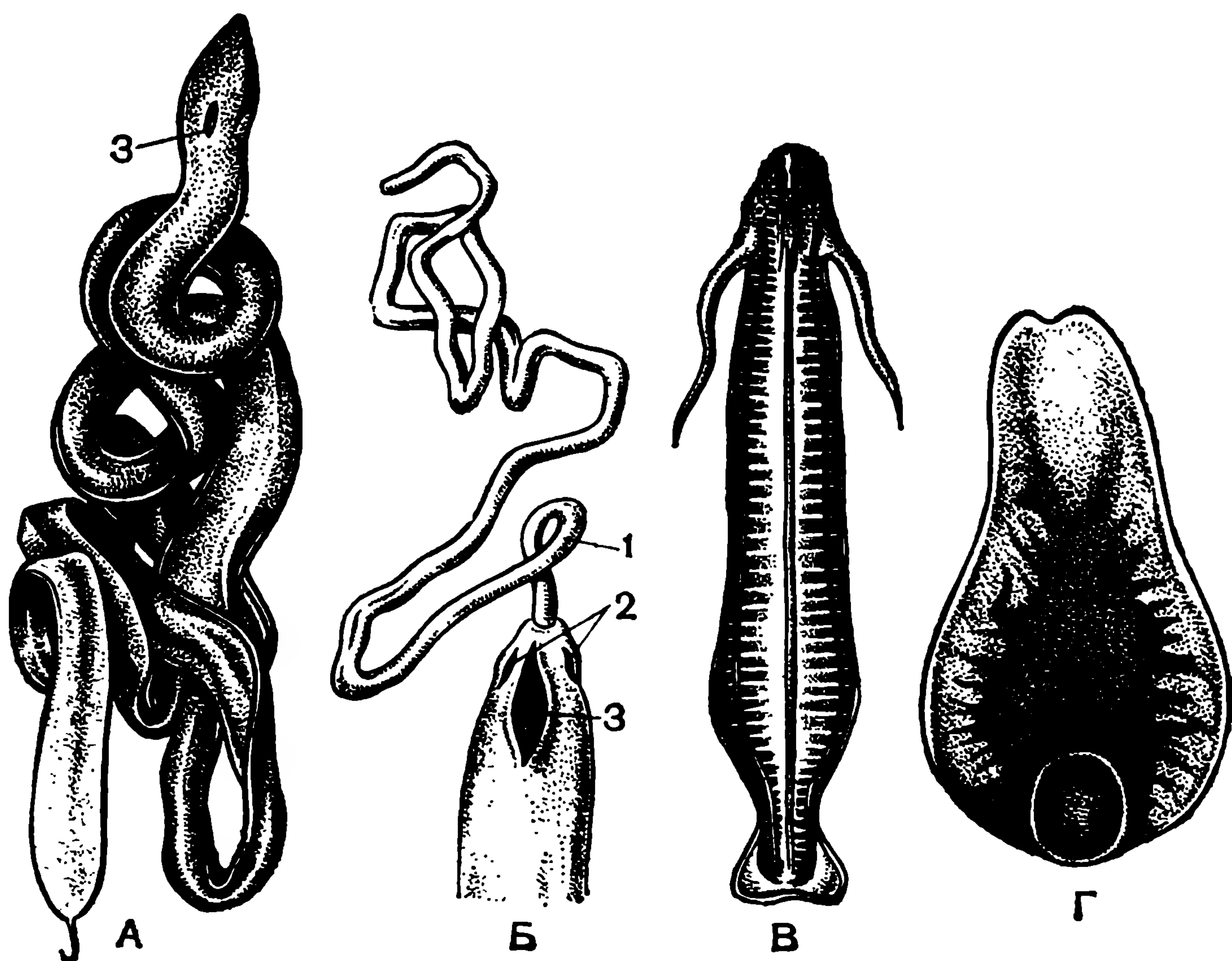
лы, образующие «мозг» немертин, связаны нервными тяжами (комиссурами), образующими кольцо, сквозь которое проходит уже известный нам хобот.

У немертин имеется несколько категорий просто устроенных органов чувств. По всему телу у них (в особенности на брюшной стороне) среди клеток поверхностного покровного эпителия разбросаны чувствительные осязательные клетки, снабженные чувствительным волоском и связанные с окончаниями периферических нервных волокон. Немертины очень активно реагируют на всякого рода механические, даже очень слабые раздражения.

На переднем конце тела, на уровне мозговых узлов, расположены своеобразно устроенные органы химического чувства. Это — боковые щели и церебральные органы. Боковые щели представляют собой ямки по сторонам головного отдела червя, выстланные мерцательным эпителием и чувствительными воспринимающими химические раздражения клетками. Церебральные органы — тоже щелевидные, но более глубоко вдающиеся в стенку тела впячивания эпителия. Они доходят непосредственно до мозговых ганглиев и нередко даже впячиваются в заднюю часть ганглиев и срастаются с ними.

Наличие хеморецепторов позволяет немертинам различать химический состав окружающей воды и реагировать на появление пищи. Последнее особенно важно, ибо большинство немертин — активные хищники. Быстрыми движениями настигают они добычу и обычно захватывают, поражая ее своим хоботом, на конце которого расположен острый копьевидный стилет (с. 357).

Рис. 312. Различные немертины:
А — Cerebratulus; *Б* — передний конец тела Cerebratulus с вывернутым хоботком: *1* — хоботок, *2* — боковые щели, *3* — ротовое отверстие; *В* — Nectonemertes; *Г* — Malacobdella.



У большинства немертин имеются и органы зрения — глаза. Они располагаются на переднем конце тела, в количестве одной или нескольких пар. Строение глаз очень примитивно. Это — пигментные бокальчики, в которые вдаются несколько световоспринимающих ретинальных клеток. К последним подходят нервные окончания от головных ганглиев. Столь просто устроенные зрительные аппараты, по сложности своей соответствующие глазам ресничных червей, способны воспринимать лишь световые раздражения, но не способны к предметному зрению.

Интересно отметить, что зрительные аппараты немертин очень изменчивы. Число их может варьировать даже в пределах одного и того же вида, что указывает на большую примитивность. Имеются также наблюдения, указывающие, что с возрастом червя количество глаз может уменьшаться.

В отличие от плоских червей немертины — р а з д е л ь н о п о л ы е животные, т. е. у них известны самцы и самки, хотя внешне они неразличимы. Половые железы лежат по бокам кишечной трубки и правильно повторяются, располагаясь в промежутках между карманами средней кишки. Половые отверстия желез лежат на спинной стороне тела. Зрелые яйца выделяются наружу и оплодотворяются спермой самцов. У многих немертин, прежде чем это случится, яйца сохраняются в кольцевых коконах на теле самки.

У многих видов немертин развитие сопровождается формированием особой личинки. Несведущий человек никогда не скажет, что эта личинка, так называемый п и л и д и й, — будущая немертина. Она не похожа на взрослую немертину, поэтому и следует считать, что развитие немертин может происходить с превращением. Пилидий похож на каску или шлем, почему и назван ш л е м о в и д н о й л и ч и н к о й. Само название происходит, строго говоря, от другого корня — от греческого слова pylidion, что значит «войлочная шляпа».

Мелкие реснички покрывают все тело пилидия, а края «шляпы», или «шлема», несут более крупные реснички. Над «шлемом» развит длинный пучок теменных жгутов, тогда как по бокам свешиваются две широкие лопасти. Между ними расположено ротовое отверстие, которое ведет в кишечник, не имеющий у личинки заднепроходного отверстия. В результате очень сложных перестроек внутренней организации пилидия образуется молодая немертина, высвобождающаяся из покровов пилидия.

Многие немертины имеют поразительно красивую окраску. «Немертины, — пишет Отто Бюргер, — частью великолепно окрашенные черви». Нередко они окрашены в желтые, коричневые, красные тона (цв. табл. 50). Иногда немертины

окрашены в чистый белый или темно-зеленый цвет. Краски отличаются блеском, животные словно полированные. Кроме того, основной красочный фон оживляется характерным рисунком в виде сетчатой или мраморной фактуры. Нередко голова несет особую окраску или рисунок. Эти красивые рисунки зависят от наличия красочных секретов кожных желез и пигментов. Следует отметить, что очень часто окраска немертин имеет значение покровительственной, т. е. защитной.

Немертины, как и турбеллярии, способны к регенерации.

Образ жизни. Море — типичная стация немертин. Большинство видов приурочено к береговой зоне, где они забираются в галечник, в щели скал, в отверстия кораллового известняка или в гущу морских водорослей. Некоторые немертины зарываются в песок, другие живут в трубках, построенных за счет выделений кожных желез. Немногие виды приспособились к жизни на земле, а представители одного рода проникли в пресную воду. Как уже было сказано, немертины — хищники. Однако некоторые из них ведут существование нахлебников (комменсалов), пользуясь пищей других животных. Однако некоторые немертины стали паразитами.

Представители. Великолепный по окраске Tubulanus superbus принадлежит к семейству Tubulanidae. Представители этого семейства характеризуются отсутствием спинного кровеносного сосуда и тем, что их хобот лишен стилета. Животное достигает 75 см в длину, ширина его тела равна всего 5 мм. Животное окрашено в коричнево-красный цвет. На этом фоне резко выделяются достигающие заднего конца тела белые продольные полосы, пересеченные многочисленными поперечными полосками того же цвета, создающими изящный рисунок. Этот вид распространен в Атлантическом океане, у берегов Шотландии, Англии и Франции, а также в Средиземном море. Обычно эта изящная немертина живет на песчаном дне, в прибрежной зоне, хотя и попадается на глубинах, достигающих 40—50 м.

Наиболее крупные среди немертин формы наблюдались у берегов Англии. Таковы представители семейства Lineidae. Они близки к предшествующей форме, так как тоже обладают невооруженным хоботом. Lineus longissimus, достигающий, как выше указывалось, 10—15 м в длину, — гигант среди немертин (цв. табл. 51). Известны экземпляры, имеющие почти 30 м в длину! Животные иногда встречаются целыми скоплениями. Во время прилива они покидают свои убежища и ловят добычу.

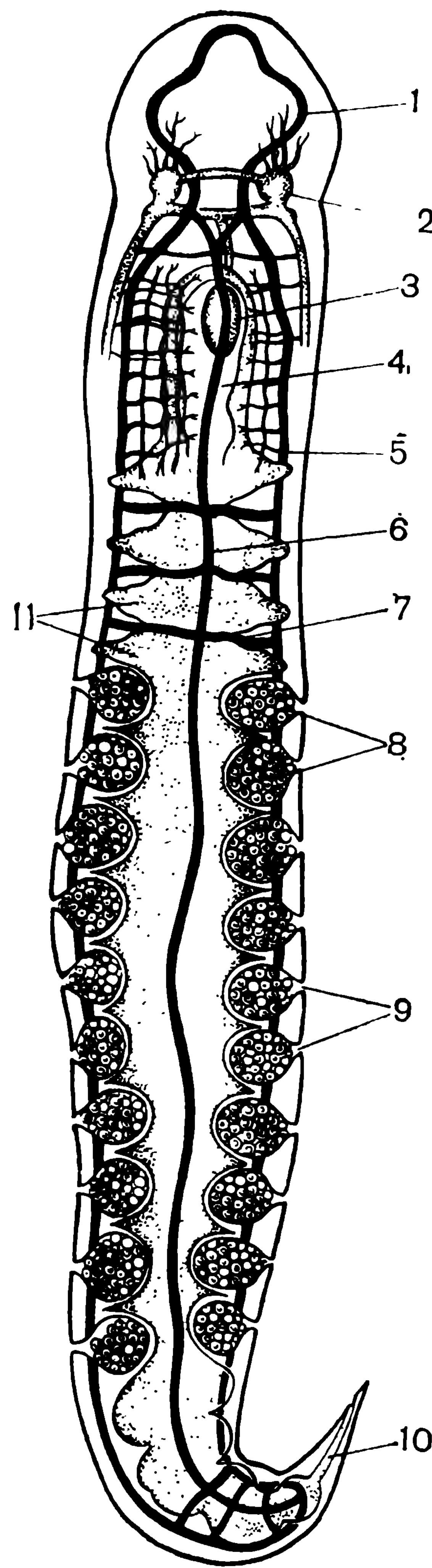


Рис. 313. Организация немертины (схема):

1 — головной кровеносный сосуд; *2* — мозговой ганглий; *3* — рот; *4* — пищевод; *5* — боковой кровеносный сосуд; *6* — спинной кровеносный сосуд; *7* — поперечные сосуды; *8* — гонады; *9* — половое отверстие; *10* — анальное отверстие; *11* — кишечник.

Другой вид — Cerebratulus marginatus — много меньше предшествующего. На заднем конце его широкого и сильного тела развит небольшой придаток, напоминающий хвост (рис. 312, *А*,*Б*). Этот вид обычен не только на севере Атлантического океана, но и в Северном море. Особи этого вида хорошо плавают, напоминая по своим движениям угря.

К невооруженным немертинам относятся также представители семейства Pelagonemertidae. Они хорошо плавают, чем объясняется и название этого семейства. На больших глубинах Индийского океана, к юго-востоку от Австралии, была найдена немертина Pelagonemertes moseleyi, достигающая в длину 4 см при ширине тела 2 см. У этого животного совершенно прозрачное тело. Сквозь наружные ткани немертины отчетливо просвечивает темный, окрашенный в каштановый цвет кишечник. Сзади тело немертины суживается и перетяжками делится на пять отрезков. Передний отдел по длине равен всем остальным и расширен в виде крыловидных придатков, позволяющих животному «парить» в воде.

К своеобразным формам принадлежат виды рода Malacobdella. Один из видов этого рода — Malacobdella grossa (рис. 312, *Г*) живет в мантийной полости моллюсков и распространен в Северном море, в северной части Атлантики в Средиземном море. Немертина питается мелкими организмами, которые попадают вместе с водой, омывающей жабры моллюсков, в мантийную полость. Настоящим паразитом этот вид не может быть назван, а скорее это нахлебники. В Кильской гавани чуть ли не 80% более крупных Cyprina islandica содержат в своей мантийной полости одну или несколько этих своеобразных немертин.

Из наземных немертин назовем представителей рода Geonemertes. Формы этого рода относятся к семейству Prosorhochmidae. Некоторые из этих форм достигают 7 см в длину. Все они обладают сильным хоботом, высовывающимся через ротовое отверстие наружу. Большинство этих немер-

тин имеет четыре глаза. К этому семейству принадлежит, в частности, Geonemertes agricola. Бюргер пишет по поводу этой немертины следующее: «Этот вид в большом числе особей встречается в различных частях Бермудских островов, и притом, поскольку это показывают наблюдения, только вдоль береговой полосы, переходящей в мангровые болота. Летом этих наземных немертин можно найти только во влажной почве, вблизи от линии воды, тогда как весной они встречаются немного выше, на склонах холмов. Вполне возможно, что летом в местах, становящихся сухими, они используют ходы, проделанные дождевыми червями, и уходят в более глубокие слои почвы. Впрочем, их излюбленное местообитание находится в полосе, граничащей с наивысшими пределами прилива. Здесь, на границе с густыми мангровыми зарослями, где почва состоит из черного ила, переходящего выше к берегу в темную или красную глину, они прячутся под камнями, кусками дерева и другими предметами, выброшенными морем». Бюргер указывает, что, по его мнению, почвенные немертины происходят не от пресноводных, а от морских прибрежных форм. Описываемая немертина ползает наподобие пиявок, пользуясь ротовым диском как присоской.

Представители семейства Prostomatidae живут в море и в различных медленно текущих или стоячих водоемах с пресной водой. Хотя они не могут быть названы часто встречающимися формами, все же они и не редкость. Это очень маленькие формы, всего 1—1,5 мм в длину, изредка до 3,5 мм. Они стройные и плоские. У них имеются четыре глаза. Кишечные карманы у этих форм не ветвятся. Бюргер указывает, что эти маленькие немертины распространены, вероятно, всесветно. Хобот у них вооружен стилетом. Пресноводные формы этого семейства принадлежат к роду Stichostema. Сюда относятся относительно крупные формы, достигающие 3—30 мм. Они отличаются необычайно длинной хоботной полостью, простирающейся назад до последней трети тела, но не достигающей ануса. Эти формы широко распространены в Европе, в том числе в Англии, Австрии и других странах, по пресным водоемам. Распространены они также в Азии, Африке и Северной Америке.

Кровеносная система, представленная замкнутыми кровеносными сосудами, не позволяет рассматривать немертин как примитивные формы, несмотря на некоторые черты близости их к турбелляриям. С последними немертин сближает наличие ресничного эпителия, что, несомненно, должно рассматриваться как черта примитивной организации. Об этом же говорит отсутствие полости тела и наличие паренхимы, в которую погружены внутренние органы; о примитивности немертин свидетельствуют также п р о т о н е ф р и д и и, т. е. выделительные органы, представленные трубками с конечными протонефридиальными клетками. Но наряду с этими примитивными чертами организации мы видим ряд прогрессивных признаков — развитие вышеупомянутой кровеносной системы, перемещение ротового отверстия, в отличие от плоских червей, на передний конец тела, значительное развитие центральной нервной системы и в особенности «мозга» немертин, повышение общей энергии жизнедеятельности и подвижности, что связано с развитием хищничества, и другие признаки прогресса. Все это наряду с оригинальной структурой хобота заставляет зоологов рассматривать немертин как особый тип животного царства, образующий одну из эволюционных ветвей животного мира.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

К *кольчатым червям* принадлежат *первичные кольчецы*, *многощетинковые* и *малощетинковые черви*, *пиявки* и *эхиуриды*. В типе кольчатых червей насчитывают около 8 тыс. видов. Наиболее примитивные морские первичные кольчецы — *архианнелиды*. Многощетинковые кольчецы и эхиуриды — обитатели моря. Малощетинковые кольчецы и пиявки — в основном обитатели пресных вод и почвы.

Строение. Кольчатые черви — наиболее высокоорганизованные представители червей. Размеры кольчецов колеблются от долей миллиметра до 2,5 м. Преимущественно это свободноживущие формы. Тело кольчецов подразделено на три части: голова, туловище, состоящее из колец, и анальная лопасть. Такого четкого деления тела на отделы нет у стоящих ниже по своей организации животных.

Голова кольчецов снабжена различными органами чувств. У многих кольчецов хорошо развиты глаза. Некоторые имеют особо острое зрение, и их хрусталик способен к аккомодации. Глаза могут быть расположены не только на голове, но и на щупальцах, на теле и на хвосте. У кольчецов развиты и вкусовые ощущения. На голове и щупальцах у многих из них есть особые обонятельные клетки и ресничные ямки, которые воспринимают различные запахи и действие многих химических раздражителей. Хорошо развиты у кольчецов органы слуха, устроенные по типу локаторов. Недавно у морских кольчецов эхиурид открыты органы слуха, очень похожие на органы боковой линии у рыб. С помощью этих органов животное тонко различает малейшие шорохи и звуки, которые в воде слышны гораздо лучше, чем в воздухе.

Тело кольчецов состоит из колец, или сегментов. Число колец может достигать нескольких сотен. Другие кольчецы состоят всего из нескольких сегментов. Каждый сегмент до некоторой степени представляет самостоятельную единицу целого организма. Каждый сегмент включает части жизненно важных систем органов.

Очень характерны для кольчецов особые органы движения. Они располагаются по бокам каждого сегмента и называются п а р а п о д и я м и. Слово «параподии» означает «похожие на ноги». Параподии — это лопастевидные выросты тела, из которых наружу торчат пучки щетинок. У некоторых пелагических полихет длина параподии равна диаметру тела. Параподии развиты не у всех кольчецов. Есть они у первичных кольчецов и многощетинковых червей. У малощетинковых остаются только щетинки. Примитивная пиявка *акантобделла* имеет щетинки. Остальные пиявки обходятся в движении без параподий и щетинок. У *эхиурид* параподий нет, а щетинки есть только на заднем конце тела.

Параподии, узлы нервной системы, органы выделения, половые железы и, у некоторых полихет, парные карманы кишечника планомерно повторяются в каждом сегменте. Эта внутренняя сегментация совпадает с наружной кольчатостью. Многократное повторение сегментов тела названо греческим словом «метамерия». М е т а м е р и я возникла в процессе эволюции в связи с удлинением тела предков кольчецов. Удлинение тела вызвало необходимость многократного повторения сначала органов движения с их мускулатурой и нервной системой, а затем и внутренних органов.

Чрезвычайно характерна для кольчецов сегментированная вторичная полость тела, или целом. Эта полость находится между кишечником и стенкой тела. Полость тела выстлана сплошным слоем эпителиальных клеток, или ц е л о т е л и е м. Эти клетки образуют слой, покрывающий кишечник, мышцы и все другие внутренние органы. Полость тела разделена на сегменты поперечными перегородками — д и с с е п и м е н т а м и. По средней линии тела проходит продольная перегородка — м е з е н т е р и й, которая делит каждый отсек полости на правую и левую части (рис. 314).

Полость тела заполнена жидкостью, которая по химическому составу очень близка к морской воде. Жидкость, заполняющая полость тела, находится в непрерывном движении. Полость тела и полостная жидкость выполняют важные функции. Полостная жидкость (как и всякая жидкость вообще) не сжимается и поэтому служит хорошим «гидравлическим скелетом». Движением полостной жидкости могут переноситься внутри тела кольчецов различные питательные продукты, выделения желез внутренней секреции, а также кислород и углекислый газ, участвующие в процессе дыхания.

Внутренние перегородки защищают организм при тяжелых ранениях и разрывах стенки тела. Например, дождевой червь, разрезанный пополам,

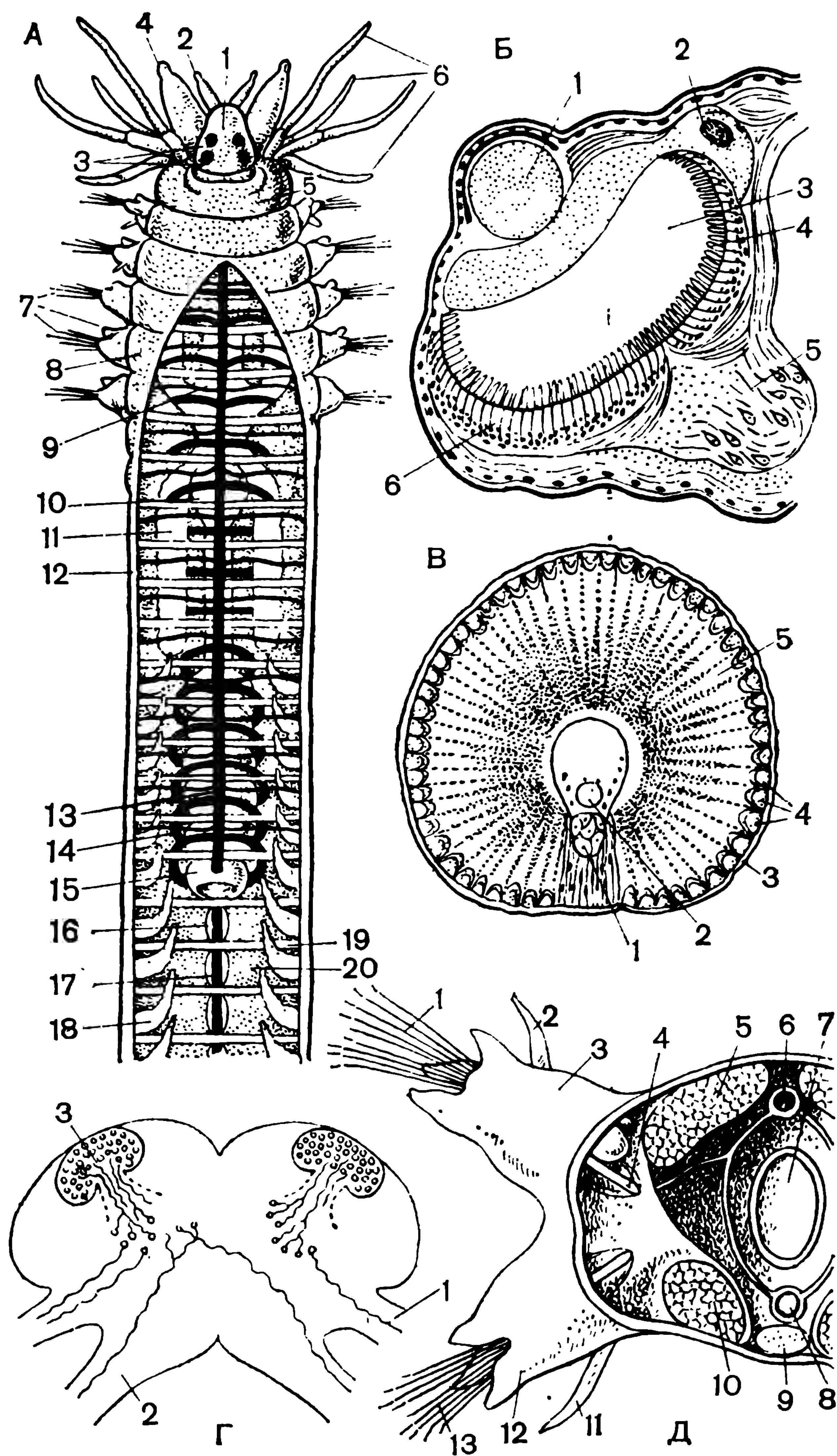


Рис. 314. Анатомия кольчецов.

А — вскрытый Nereis: *1* — голова (простомиум); *2* — головные тактильные усики; *3* — глаза; *4* — органы химического восприятия (пальпы); *5* — ротовой сегмент (перистомиум); *6* — усики ротового сегмента; *7* — параподии с пучками щетинок; *8* — сегмент тела; *9* — глотка; *10* — желудок; *11* — боковые выросты кишечника; *12* — стенка тела; *13* — спинной кровеносный сосуд; *14* — кольцевые кровеносные сосуды; *15* — средняя кишка (на рисунке срезана, чтобы показать брюшную нервную цепочку); *16* — брюшная нервная цепочка; *17* — брюшной кровеносный сосуд; *18* — органы выделения (метанефридии); *19* — перегородки вторичной полости тела; *20* — вторичная полость тела (целом). *Б* — глаз пелагигической полихеты Alciopa: *1* — линза; *2* — клетка, производящая стекловидное тело; *3* — стекловидное тело; *4* — слой палочек ретины; *5* — глазной нерв; *6* — чувствительный слой ретины. *В* — поперечный разрез через жаберную щель и сложный глаз Branchiomma: *1* — хрящевой стержень жаберной нити; *2* — кровеносный сосуд; *3* — кроющий эпителий сложного глаза; *4* — отдельные линзы глазков; *5* — отдельные ретинальные клетки сложного глаза. *Г* — поперечный разрез головного мозга Sthenelais (Sigalionidae): *1* — пальпарный нерв; *2* — окологлоточный коннектив; *3* — ассоциативные центры мозга (грибовидные тела). *Д* — поперечный разрез сегмента тела Nereis: *1* — пучок спинных щетинок; *2* — спинной усик; *3* — спинная ветвь параподии; *4* — ацикулярная щетинка; *5* — спинная лента мышц; *6* — спинной кровеносный сосуд; *7* — кишечник; *8* — брюшной кровеносный сосуд; *9* — брюшная нервная цепочка; *10* — брюшная лента мышц; *11* — брюшной усик; *12* — брюшная ветвь параподии; *13* — пучок брюшных щетинок.

не погибает. Перегородки не позволяют полостной жидкости вытекать из тела. Внутренние перегородки кольчецов, таким образом, предохраняют их от гибели. Морские корабли и подводные лодки тоже имеют внутренние герметические перегородки. Если борт пробит, то вода, хлынувшая в пробоину, заливает только один поврежденный отсек. Остальные отсеки, не залитые водой, сохраняют плавучесть поврежденного корабля. Так и у кольчецов нарушение одного сегмента их тела не влечет за собой гибели всего животного. Но не все кольчатые черви имеют хорошо развитые перегородки в полости тела. Например, у эхиурид полость тела не имеет перегородок. Прокол стенки тела эхиуриды может привести ее к гибели. Кроме дыхательной и защитной роли, вторичная полость выполняет роль вместилища для половых продуктов, которые вызревают там, прежде чем выводятся наружу.

Кольчецы, за немногими исключениями, имеют кровеносную систему. Однако сердца у них нет. Стенки крупных сосудов сами сокращаются и проталкивают кровь через тончайшие капилляры. У пиявок функции кровеносной системы и вторичной полости настолько совпадают, что эти две системы совмещаются в единую сеть лакун, по которым течет кровь. У одних кольчецов кровь бесцветная, у других окрашена в зеленый цвет пигментом, который называется хлоркруорин. Часто кольчецы имеют красную кровь, по составу сходную с кровью позвоночных. Красная кровь содержит железо, которое входит в состав пигмента гемоглобина. Некоторые кольчецы, зарываясь в грунт, испытывают острый дефицит кислорода. Поэтому у них кровь приспособлена к тому, чтобы особенно интенсивно связывать кислород. Например, у полихеты Magelona papillicornis развит пигмент г е м э р и т р и н, который содержит железа в пять раз больше, чем гемоглобин.

У кольчецов по сравнению с низшими беспозвоночными обмен веществ и дыхание протекают гораздо интенсивнее. У некоторых многощетинковых кольчецов развиваются специальные органы дыхания — ж а б р ы. В жабрах разветвляется сеть кровеносных сосудов, и сквозь их стенку кислород проникает в кровь, а затем разносится по всему телу. Жабры могут быть расположены на голове, на параподиях и на хвосте.

Сквозной кишечник кольчецов состоит из нескольких отделов. Каждый отдел кишечника выполняет свою особую функцию. Рот ведет в глотку. У некоторых кольчецов в глотке располагаются сильные роговые челюсти и зубчики, помогающие крепче схватывать живую добычу. У многих хищных кольчецов глотка служит мощным орудием нападения и защиты. За глоткой следует пищевод. Этот отдел часто снабжен мышечной стенкой. Перистальтические движения мышц медленно проталкивают пищу в следующие

отделы. В стенке пищевода располагаются железы, фермент которых служит для первичной переработки пищи. За пищеводом следует средняя кишка. В отдельных случаях бывают развиты зоб и желудок. Стенка средней кишки образована эпителием, очень богатым железистыми клетками, которые вырабатывают пищеварительный фермент. Другие клетки средней кишки всасывают переваренную пищу. У одних кольчецов средняя кишка в виде прямой трубки, у других она изогнута петлями, третьи имеют с боков кишечника метамерные выросты. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием.

Специальные органы — метанефридии — служат для выделения жидких продуктов обмена веществ. Часто они служат для выведения наружу половых клеток — сперматозоидов и яйцеклеток. Метанефридии начинаются воронкой в полости тела; от воронки идет извитой канал, который в следующем сегменте открывается наружу. В каждом сегменте располагаются два метанефридия.

Размножение. Размножаются кольчецы бесполым и половым путем. У водных кольчецов часто встречается бесполое размножение. При этом их длинное тело распадается на несколько частей. Через некоторое время каждая часть восстанавливает голову и хвост. Иногда голова с глазами, щупальцами и мозгом образуется в середине тела червя еще до того, как он разделится на части. В этом случае отделившиеся части уже имеют голову со всеми необходимыми органами чувств. Полихеты и олигохеты сравнительно хорошо восстанавливают утраченные части тела. Такой способностью не обладают пиявки и эхиуриды. Эти кольчецы утратили сегментированную полость тела. Отчасти поэтому, видимо, способность к бесполому размножению и восстановлению утраченных частей у них отсутствует.

Оплодотворение яиц у морских кольчецов происходит чаще всего вне тела материнского организма. В этом случае самцы и самки одновременно выбрасывают половые клетки в воду, где и происходит оплодотворение.

У морских многощетинковых кольчецов и эхиурид дробление оплодотворенных яиц приводит к развитию личинки, которая нисколько не похожа на взрослых животных и носит название трохофоры. Трохофора короткое время живет в поверхностных слоях воды, а затем оседает на дно и постепенно превращается во взрослый организм.

Пресноводные и наземные кольчецы чаще всего гермафродиты и имеют прямое развитие. Плотные оболочки предохраняют здесь яйцеклетки от механических повреждений и от высыхания под палящими лучами солнца.

Практическое значение. В СССР впервые в истории мировой науки осуществлена акклиматизация некоторых беспозвоночных для усиления кормовой базы моря. Например, полихета Nereis, акклиматизированная в Каспийском море, стала важнейшим пищевым объектом осетра и других рыб.

Дождевые черви не только служат наживкой при рыбной ловле и пищей для птиц. Они приносят огромную пользу человеку, разрыхляя почву, делая ее более пористой. Это благоприятствует свободному проникновению воздуха и воды к корням растений и увеличивает урожаи сельскохозяйственных культур. Роясь в земле, черви проглатывают кусочки почвы, измельчают их и выбрасывают на поверхность хорошо перемешанными с органическим веществом. Выносимое на поверхность червями количество грунта поразительно велико. Если бы распределить по всей поверхности суши почву, перепахиваемую дождевыми червями за каждые 10 лет, то получился бы слой плодородной земли толщиной в 5 см.

Пиявки применяются в медицинской практике при гипертонических заболеваниях и угрозе кровоизлияния. Они впускают в кровь вещество гирудин, которое препятствует свертыванию крови и способствует расширению кровеносных сосудов.

КЛАСС ПЕРВИЧНЫЕ КОЛЬЧЕЦЫ (ARCHIANNELIDA)

Архианнелиды — наиболее примитивный класс кольчатых червей. Кольчатость их тела имеет первичный и примитивный характер. Первые признаки кольчатости возникают в поверхностных слоях тела. Процесс возникновения кольчатости исторически, видимо, начинается с органов движения. На удлиненном теле первичных кольчецов возникает несколько ресничных колец, с помощью которых эти организмы плавают в воде или скользят в грунте.

Архианнелиды — чаще всего мелкие кольчецы. Некоторые из них очень малы и не превышают 2—3 мм. Число сегментов, или колец, не превышает семи. Другие состоят из большего числа сегментов и достигают большей длины — до 2—3 см. Архианнелиды живут преимущественно в прибрежной части моря. Одни из них скользят по поверхности грунта или водорослей с помощью ресничек. Другие движутся в промежутках между частицами песка. В этом случае у них могут быть одновременно и ресничные кольца, и параподии со щетинками. Класс архианнелид состоит из нескольких семейств — Dinophilidae, Protodrilidae, Polygordiidae, Saccocirridae, Nerillidae.

Наиболее примитивны среди первичных кольчецов представители семейства *динофилид*. Динофилиды очень малы и чаще всего окрашены в оранжевые или красноватые тона. Например, Dinophilus maris albi из Белого моря размером всего около 1 мм. Динофилиды живут среди нитчатых водорослей. Они питаются илом, богатым органическим веществом, а также одноклеточными водорослями, инфузориями и другими мельчайшими организмами. Тело динофилид опоясано несколькими венчиками ресничек (рис. 315). Два венчика находятся на голове и еще пять располагаются на туловище. Нервная система состоит из головного мозга и двух широко расставленных брюшных нервных стволов. Соответственно пяти ресничным кольцам на каждом из нервных стволов имеются скопления нервных клеток — ганглии. В течение лета самки откладывают несколько десятков яиц, из которых выходят молодые динофилиды.

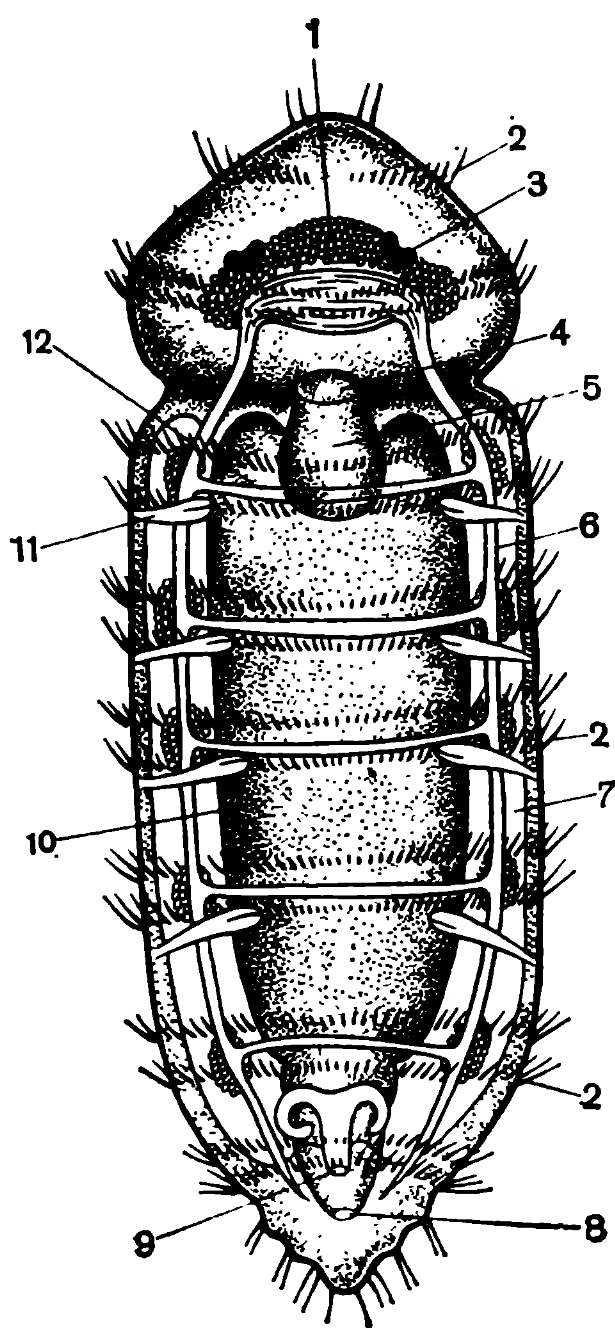


Рис. 315. Строение динофилуса:

1 — головной мозг; 2 — ресничные кольца; 3 — глаз; 4 — рот; 5 — глотка; 6 — боковые нервные стволы; 7 — гонады; 8 — анальное отверстие; 9 — половое отверстие; 10 — кишечник; 11 — органы выделения; 12 — комиссуры.

Другое семейство — *протодрилид* представлено мелкими кольчецами длиной от 1 до 20 мм. Тело их состоит из нескольких десятков сегментов, опоясанных ресничными кольцами. У некоторых видов наряду с ресничными кольцами развиты и щетинки. На голове пара длинных усиков. Протодрилиды живут в песке в прибрежной зоне моря. С помощью ресничной бороздки на брюшной стороне тела они пробираются в свободных промежутках между песчинками и головными усиками вылавливают ил и мелких животных, которыми питаются. Глаз у них нет. Зато имеются специальные сейсмические органы — статоцисты, которые отлично улавливают малейшие шорохи. У Protodrilus статоцисты расположены у основания головных щупалец. Воспринимая шорохи, эти кольчецы могут реагировать на присутствие поблизости жертвы или врага. Мускулистой глоткой они раздавливают добычу.

Взрослые протодрилиды откладывают между частицами песка маленькие коконы с несколькими яйцеклетками. Оплодотворенные яйцеклетки дробятся и постепенно превращаются в личинок — трохофор.

Представители семейства *полигордиусов* ведут роющий образ жизни в песчаных грунтах. Обычно они живут в море на глубине от 10 до 20 м. Длина полигордиусов около 5 см. Сильно вытянутое цилиндрическое тело состоит из многочисленных одинаковых сегментов. На голове развиты щупальца и две обонятельные ямки. С помощью этих органов животное воспринимает различные механические и химические раздражения. Глаза отсутствуют. Если динофилиды и протодрилиды движутся главным образом с помощью ресничек и щетинок, то полигордиусы передвигаются в грунте только с помощью мышц. В стенке их тела хорошо развита продольная мускулатура, а кольцевая отсутствует. Нервная система состоит из головного и брюшного мозга. Головной мозг устроен очень сложно.

Питаются полигордиусы органическими частицами животного и растительного происхождения, а также мелкими животными. Специальной дыхательной системы у полигордиусов нет. Зато хорошо развиты кровеносные сосуды, по которым течет красная кровь. Личиночное развитие полигордиусов протекает в толще воды.

Некоторые трохофоры полигордиусов приспособлены к продолжительной пелагической жизни в течение нескольких недель. Для того чтобы долго продержаться в толще воды, эти животные имеют специальное приспособление в виде так называемой амниотической полости.

Трохофора имеет форму, близкую к сферической форме (рис. 316). Форма шара очень удобна во время свободного парения трохофоры в толще воды. Чем дольше у трохофоры сохранится форма шара, тем дольше она продержится в толще воды и тем дальше уплывет от родных мест.

Расселение на возможно большей площади — одна из главных функций любого вида. Во время пелагической жизни трохофора должна превратиться в молодого полигордиуса червеобразной формы, хуже приспособленной для свободного парения, чем сфера. Здесь и выручает обширная амниотическая полость, которая у трохофоры развита вокруг заднего конца тела, где расположена зона наиболее интенсивного роста личинки (рис. 316).

Молодой организм полигордиуса растет внутри амниотической полости. Внешняя форма не изменяется, а внутри полости формируется молодой организм. Трохофора может плыть по течению до тех пор, пока весь объем амниотической полости не заполнится до отказа выросшим телом. На это уходит 2—3 недели, и все это время трохофора все дальше удаляется от родных мест. Наконец разросшееся тело полигордиуса заполняет

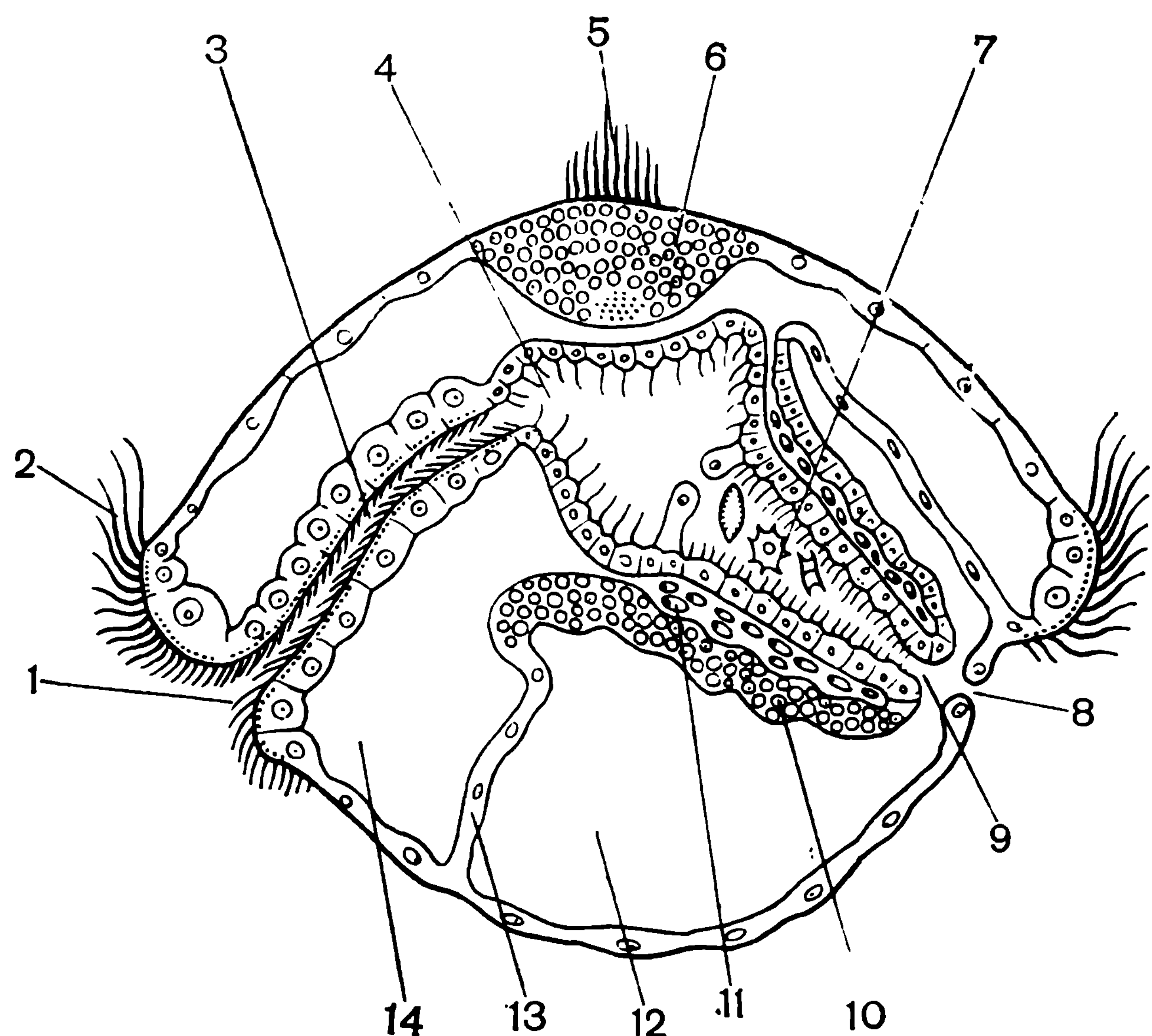


Рис. 316. Трохофора Polygordius pacificus Uchida:

1 — рот; *2* — прототрох; *3* — пищевод; *4* — желудок; *5* — теменной орган; *6* — нервные клетки теменного органа; *7* — остатки пищи в кишечнике; *8* — отверстие амниотической полости; *9* — анальное отверстие; *10* — зачаток дефинитивной нервной цепочки; *11* — мезенхима; *12* — амниотическая полость; *13* — стенка амниотической полости; *14* — первичная полость тела.

изнутри всю полость, стенка которой не выдерживает и лопается. Молодой полигордиус освобождается от «заточения» и выходит наружу.

Представители семейства *саккоциррусов* также обитают в морских песчаных грунтах. В прибрежной зоне Черного моря на каждый квадратный метр песчаного дна приходится в среднем несколько сотен тысяч этих кольчецов. Саккоциррусы имеют тело до 8 см длиной, с большим количеством сегментов. Сегменты с каждой стороны несут по одному пучку простых щетинок. Развитие этих кольчецов проходит с превращением. Трохофора сначала превращается в личинку с небольшим числом сегментов, количество которых постепенно увеличивается.

К семейству *нериллид* относятся архианнелиды не более 2 мм длиной, с небольшим числом сегментов. Сегменты снабжены пучками щетинок. Один из представителей этого семейства найден в пещерах Швейцарии. Называется он Troglochaetus beranecki, что в переводе означает «пещерный щетинконос беранека». Это исключительный случай приспособления архианнелиды к обитанию в пресных грунтовых водах пещер.

КЛАСС МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ КОЛЬЧЕЦЫ (POLYCHAETA)

Полихеты названы так потому, что параподии у них включают пучки многочисленных щетинок. Всего насчитывается более 6 тыс. полихет. Полихеты — типичные морские животные и очень редко встречаются в пресной воде.

Распространение и среда обитания. Основная масса кольчецов населяет соленые моря и океаны. Сравнительно немногие приспособились к жизни в солоноватых водоемах, к которым относятся, например, Азовское и Каспийское моря. Встречаются полихеты в солоноватой воде среди мангровых зарослей на побережьях Индии и Малайских островов. Еще меньше полихет в пресных водах. Такова, например, Manayunkia, обитающая в озерах Таймыра, реках Северной Америки, в озере Байкал. В пресной воде пещер Герцеговины обнаружена полихета Merifugia из семейства Serpulidae. Это единственный случай приспособления полихеты к пещерному существованию. В исключительных случаях полихеты приспосабливаются к наземному существованию. Известен один вид полихеты Lycastopsis catarractarum из семейства Nereidae, которая живет в тропиках, за многие километры от морского берега, среди пальм на плантациях бананов и какао. Она питается гниющими листьями и сладкими плодами.

Как правило, полихеты живут свободно. Только в некоторых случаях они являются комменсалами. Полихеты-комменсалы живут внутри губок, где находят дом и пищу, в раковинах раков-отшельников или на морских звездах. В исключительных случаях полихеты паразитируют на рыбах. Например, Ichthyotomus sanguinarius ртом прикрепляется к плавникам морских угрей, путешествует с ними через Атлантический океан и сосет их кровь.

Морские полихеты встречаются во всех частях и на всех глубинах Мирового океана. Они обитают на дне, в толще грунта и в толще воды. Полихеты особенно обильны в прибрежной зоне моря и немногочисленны на больших глубинах. На больших глубинах обитают особые а б и с с а л ь н ы е (глубоководные) виды.

Наиболее богата и разнообразна фауна полихет в прибрежной зоне тропических морей. Но и в северных морях их довольно много. Иногда они встречаются большими скоплениями. Например, в Баренцевом море плотность поселения полихеты Maldane sarsi достигает 90 тыс. экземпляров на каждом квадратном метре морского дна. На больших площадях морского дна полихеты образуют живые ковры удивительных узоров, переливающиеся всеми цветами радуги. Многие полихеты живут среди морских водорослей. Другие прячутся в укромных уголках среди зарослей коралловых рифов. Немалое количество полихет зарывается в песок или в мягкий ил. Очень часто полихеты строят себе роговые, песчаные или известковые

трубки. Некоторые способны жить в очень трудных условиях. Полихета Capitella capitata, например, обитает в самых грязных гаванях, где нефть и мазут плавают на поверхности воды, покрывают все дно, все подводные предметы. В таких гаванях гибнут от нефти рыбы, тюлени и даже птицы. Другая группа полихет — пелагическая приспособлена к обитанию в толще воды. Весь жизненный цикл они совершают вдали от берегов и переносятся на большие расстояния морскими течениями. Пелагических полихет, например, много в теплом течении Гольфстрим.

Способ движения. Движутся полихеты двумя способами. Они или волнообразно изгибаются, или попеременно то сокращают, то вытягивают свое тело. Полихеты имеют по бокам каждого сегмента придатки — параподии, которые служат для передвижения. Параподии несут пучки многочисленных щетинок. Параподии со щетинками приспособлены для движения в толще воды, на поверхности грунта, в толще грунта и внутри трубок. В зависимости от места обитания животного щетинки имеют соответствующую форму. Полихеты, обитающие в толще воды или временно поднимающиеся со дна на поверхность, имеют на конце щетинки подвижный членик. Этот членик поворачивается в суставе рукоятки так, что вперед движется ребром, а назад широкой плоскостью. Точно так же работают веслами гребцы на академических спортивных лодках-скифах. Только у полихет гребные движения щетинок-весел сочетаются с изгибанием всего тела.

Полихеты, обитающие на поверхности грунта, имеют два вида щетинок. Одни острые, как шипы у розы, легко вкалывающиеся в стебли и листья водорослей. Другие щетинки торчат вверх и зазубрены, как гарпуны. Они представляют надежную защиту и часто ядовиты. У кольчецов, роющих грунт, щетинки похожи на острые клинки, вилы или копья. Наконец, у обитателей песчаных и известковых трубок щетинки похожи на птичьи клювы, рыболовные крючки, гребни для расчесывания волос или хоккейные клюшки.

Форма щетинок настолько характерна, что опытный специалист может только по одним щетинкам определить вид морского червя. Это приходится делать тогда, когда по полупереваренным остаткам в кишечниках рыб специалисту необходимо определить, какими именно червями питается рыба, и ответить на вопрос, хватит ли ей пищи в том или другом участке моря.

Способ питания. Питаются полихеты по-разному. Донные хищники имеют огромную мускулистую глотку, вооруженную двумя парами сильных челюстей. Например, *морская мышь* (Aphrodite aculeata) питается мелкими рачками, моллюсками, кольчатыми червями и гидроидами. Другие полихеты питаются в основном растениями. Нереиды, например, также имеют глотку с сильными зазубренными челюстями. Однако эти челюсти служат порой для того, чтобы отгрызать кусочки водорослей. Nereis pelagica питается стеблями и листьями морской водоросли Laminaria. В морях эта водоросль встречается очень часто. На Дальнем Востоке многие жители употребляют морскую капусту в пищу. Она относится к лекарственным растениям и употребляется при склерозе.

Жизненные формы полихет и их личинок. В одинаковых условиях обитания у полихет, как и у других организмов разной систематической принадлежности, формируются сходные морфологические приспособления и часто вырабатывается близкий по внешней форме общий габитус, т. е. жизненная форма.

Жизненная форма — это сходная морфоэкологическая организация группы организмов на любой фазе жизненного цикла, независимая от степени родства, отражающая характерные черты их образа жизни и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под действием сходных факторов естественного отбора. Разнообразие жизненных форм в пределах одного крупного таксона характеризует широту экологической дивергенции и определяет основное направление морфоэкологической эволюции данной группы животных. Соотношение жизненных форм по их обилию в биоценозе характеризует экологическую структуру животного населения и может служить индикатором состояния биотопа.

С морфоэкологической точки зрения всех полихет можно разделить на три крупных отдела жизненных форм: свободноживущие формы, комменсалы и паразиты.

Всех свободноживущих полихет можно объединить в отдел жизненных форм либеробионты (от лат. «свобода»). К ним относится бóльшая часть известных видов современных полихет. Среди свободноживущих полихет различают пелагические и бентосные формы.

Пелагические полихеты обитают в океанских течениях в толще воды и никогда не приближаются к берегам. По способу питания они чаще всего хищники. Например, у пелагической полихеты Vanadis очень большие глаза и специальное устройство, чтобы легче было выследить жертву и схватить ее специальными пальцевидными придатками, расположенными на конце выбрасывающейся вперед глотки (рис. 317). В группе пелагических полихет сосредоточены представители наименее продвинутого в эволюционном отношении подотряда Phyllodociformia. Это представители семейств Lopadorhynchidae, Alciopidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae и др. (цв. табл. 52). В Тихом океане, на трассе между Южной Америкой, архипелагом Туамоту и Японией, в поверхностных слоях воды постоянно встречаются пелагические полихеты. В южном полу-

шарии они совершают тот же путь, который выполнила экспедиция Тура Хейердала на бальсовом плоту «Кон-Тики». За 100 дней этот замечательный путешественник на плоту преодолел 8 тыс. км от порта Кальяо в Перу до атолла Рароиа. Пелагическим полихетам нужно еще столько же времени, чтобы доплыть от архипелага Туамоту до берегов Японии. Но и на этом не заканчивается их долгое путешествие. Далее, в случае удачи, они с течением Куро-Сио переходят в Северо-Тихоокеанское течение и снова пересекают Тихий океан, но уже в направлении от азиатских берегов к берегам Северной Америки, чтобы затем с Калифорнийским течением снова приблизиться к экватору. Тогда они могут повторить весь путь сначала. На этом пути полихеты могут встретиться с особями противоположного пола и произвести новое потомство, которое будет продолжать это вечное кольцевое путешествие в Мировом океане. В Атлантическом океане тоже много пелагических полихет и других пелагических животных, которые постоянно живут и размножаются в системе круговых океанских течений.

Бентосные полихеты обитают на дне моря. Организация этих полихет приспособлена к обитанию на поверхности дна или в толще грунта. По способу питания они или хищники, или всеядные, или растительноядные, или фильтраторы, питающиеся из толщи воды. Но гораздо чаще это детритофаги, собирающие органические частицы растительного или животного происхождения, в изобилии накапливающиеся на дне морей и океанов. В бентосе живет подавляющее число видов полихет. Бентосные полихеты делятся на два раздела жизненных форм: эпибионты и интрабионты.

Эпибионты — обитатели поверхности дна. Эти полихеты живут среди водорослей, на поверхности скал, валунов, а также среди поселений двустворчатых моллюсков. Например, очень высокую плотность поселения образуют полихеты, обитающие в конгрегациях двустворчатых моллюсков семейства *митилид*. Для полихет-эпибионтов характерно широкое разнообразие способов движения, типов питания и размножения. В их брачном поведении можно наблюдать брачные танцы. Есть различные формы заботы о потомстве.

По критерию подвижности различают три жизненные формы эпибионтов: подвижные, с ограниченной подвижностью и неподвижные. Подвижные обычно перемещаются на значительные расстояния в поисках пищи (цв. табл. 55). Они движутся при помощи хорошо развитых параподий, вооруженных пучками щетинок. Волнообразно изгибая тело и перебирая параподиями, некоторые из подвижных полихет могут быстро бегать и преследовать добычу. Весьма подвижная полихета Harmothoe imbricata, обитающая на камнях среди зарослей морской капусты, питается мел-

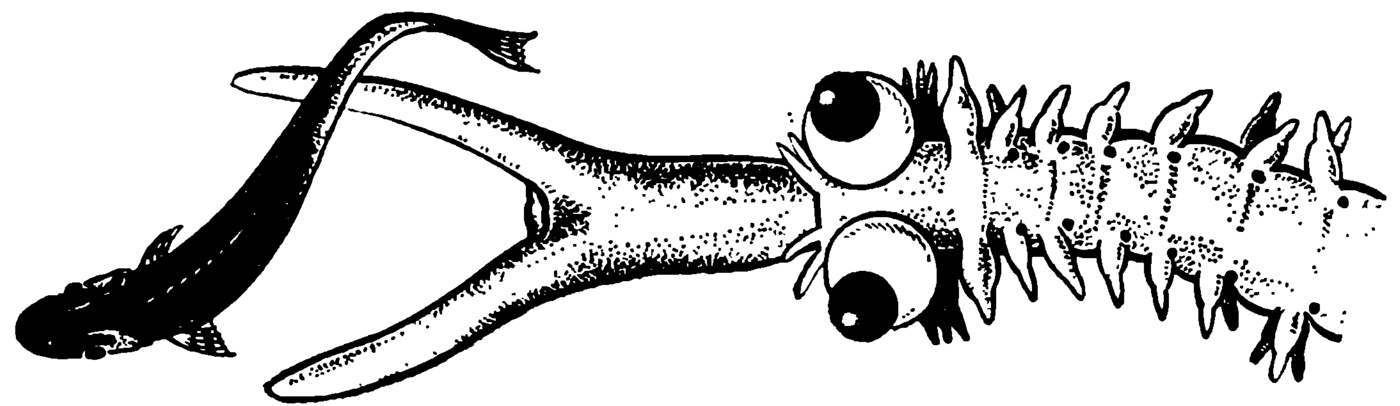


Рис. 317. Пелагическая полихета Vanadis minuta пытается схватить малька рыбы (рисунок переднего конца тела полихеты).

кими брюхоногими моллюсками, ракообразными и другими донными беспозвоночными. Известны факты каннибализма, когда полихеты поедают друг друга (цв. табл. 56). Подвижные полихеты гораздо чаще, чем другие, имеют большую, способную выбрасываться навстречу жертве глотку, вооруженную зазубренными челюстями. Эпибионты с ограниченной подвижностью строят временные убежища, трубки или проделывают ходы в илистом или песчаном грунте. Многие из них могут покидать свои убежища, перемещаться на другое место и там строить новое жилище. Способы питания у ограниченно подвижных полихет очень разнообразны. Среди них есть и подстерегающие хищники, есть и фитофаги, например Diopatra ornata. Но особенно многочисленны детритофаги, которые собирают органические частицы при помощи мягкой вентральной глотки или длинных щупалец с продольными ресничными бороздками, например некоторые Spionidae и Cirratulidae. Неподвижные эпибионты строят постоянные трубки, прикрепленные к скалам, раковинам моллюсков, панцирям крабов или к другим предметам. Эти полихеты никогда не покидают своих трубок и вся их жизнь постоянно связана с узкими и тесными жилищами собственной постройки. Трубки могут быть построены из песчинок, мелких камешков или пустых раковин моллюсков. Полихета собирает строительный материал, тщательно ощупывает, определяет размер, форму, химический состав каждой частицы, таким образом выясняя их пригодность для строительства будущего дома. Если частицы годятся, полихета склеивает их цементирующей жидкостью так, что получается прочная, часто направленная вертикально вверх устьем трубка, снаружи с шероховатой, внутри с идеально гладкой поверхностью. Полихеты, строящие трубки из песчинок, часто образуют массивные сростки, в которых множество особей настолько близко расположены друг к другу, что другим видам животных уже не остается места. Неподвижный образ жизни определяет необходимость таких плотных и обширных поселений, поскольку при этом партнеры обоего пола всегда находятся в непосредственной близости друг к другу, что надежно гарантирует воспроизведение вида. Например, поселения Sa-

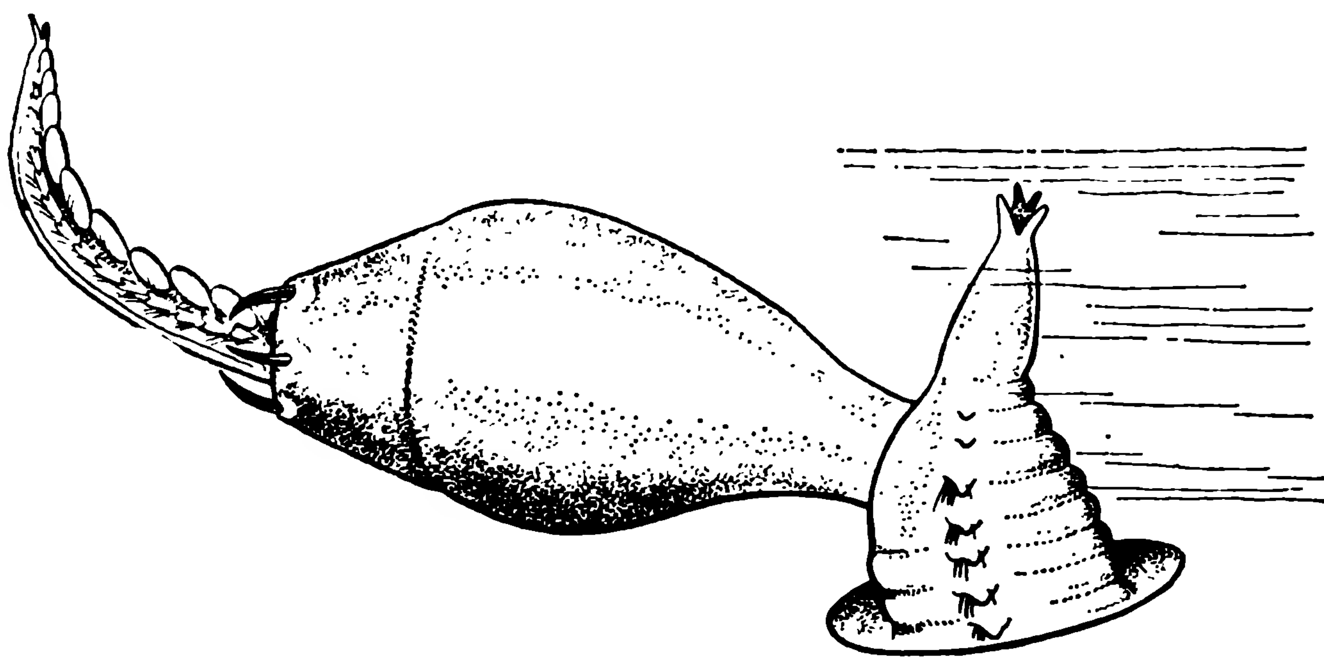


Рис. 318. Подстерегающий хищник Hemipodus borealis выставляет голову из норы и челюстями глотки хватает полихету Eunoe uniseriata.

bellaria alveolata сплошным ковром покрывают прибрежные скалы у берегов Южной Англии, образуя поселения, похожие на коралловые рифы, где особи сидят вплотную друг к другу. На каждом квадратном метре поверхности скал и валунов насчитывают до 25 тыс. особей этого вида. Другие неподвижно прикрепленные полихеты образуют крупные прочные сростки известковых трубок. Из устья каждой трубки выставлен только передний конец тела с пучком щупалец изумительной красоты и окраски, чаще всего в красных, желтых и фиолетовых тонах с черными полосами (цв. табл. 53, 57, 58).

Интрабионты — обитатели толщи донных отложений. Они живут в иле, песке или в капиллярных промежутках между частицами грунта. Другие протачивают ходы в толще раковин моллюсков, в отмерших скелетах кораллов или в известковых наплывах, образованных красными водорослями. Интрабионты делятся на активно роющих, которые закапываются в грунт при помощи специальных приспособлений для рытья, и на интерстициалов, не имеющих приспособлений для закапывания. Они так малы, что помещаются в промежутках между частицами грунта и движутся там посредством ресничек. Одни роющие интрабионты закапываются главным образом параподиями, помогая мускулистой глоткой. К этой группе относятся некоторые представители семейств Nereidae, Glyceridae, Nephthydae. Чаще всего они обитатели ила, по типу питания либо детритофаги, либо подстерегающие хищники, как, например, Hemipodus из семейства Glyceridae (рис. 318). Другие роющие интрабионты зарываются гидравлическим способом. Эти полихеты лишены поперечных перегородок в целомической полости. Благодаря этому полостная жидкость может свободно перемещаться внутри тела от переднего конца к заднему и обратно. Действуя попеременно системой кольцевых и продольных мышц, при помощи перистальтики тела они медленно передвигаются в грунте. Головной конец этих полихет лишен тактильных придатков, хеморецепторных органов и глаз. Примером полихет, роющих грунт гидравлическим способом, могут служить *пескожилы* Arenicola (сем. Arenicolidae, рис. 319), а также представители семейства Orbiniidae, например Scoloplos armiger, и семейства Capitellidae, например Capitella capitata. Есть еще одна удивительная полихета — *хетоптер* (Chaetopterus), которая хотя и зарывается, но не имеет специальных приспособлений для рытья. Не удается увидеть, как она роет грунт, а зарывается очень медленно на глубину 50 см. Хетоптер живет в трубке, изогнутой дугой. Оба конца трубки выставлены из грунта наружу. На концах диаметр трубки в несколько раз меньше, чем в средней части. Благодаря тому что на концах трубка у́же, чем в середине, хетоптер не может ее покинуть, так как тело его слишком велико. Питается хетоптер при помощи липкой ловчей сети, которую строит впереди большого рта. Поршнями он качает воду через трубку, вода процеживается сквозь липкую сеть, а мелкие организмы, попадающие на сеть, застревают на ней. Когда пищи налипнет достаточно много, хетоптер съедает сетку вместе с налипшими на ней организмами, после чего строит новую сеть, и все начинается сначала. Внутри трубки хетоптера обычно попарно живут маленькие крабы, которых за их крошечный размер называют «горошинами». Это комменсалы, специально приспособленные к жизни в трубках хетоптеров. Хозяин спокойно относится к своим сожителям. Когда приходит время размножения, и хетоптер, и самка краба мечут икру. Икринки хетоптера выносятся из трубки наружу, из них формируются личинки, которые разносятся морскими течениями далеко от родных мест. Краб «горошина» некоторое время держит икру при себе; вылупившиеся личинки покидают трубку хетоптера и с морскими течениями разносятся, но недалеко от родных мест. Они должны в стадии личинки проникнуть в трубку хетоптера, которая еще не занята взрослыми крабиками, иначе они погибнут. Удивительно еще и то, что хетоптер светится внутри трубки фосфорическим светом. Особенно ярко он светится, когда какая-нибудь рыба вытаскивает хетоптера из трубки, чтобы его съесть (цв. табл. 54).

Интерстициалы — обитатели толщи грунта. Из архианнелид и полихет к этой жизненной форме относятся представители семейств Dinophilidae, Nerillidae, Saccocirridae, Polygordiidae. Они передвигаются в капиллярных пространствах между частицами песка или гравия посредством ресничек. У некоторых из них развиты и реснички, и нормальные параподии, и головные щупальца. Для многих интерстициалов очень характерны железы, выделяющие клейкий секрет. Это очень важное приспособление. Дело в том, что интерстициалы живут близко к берегу, где постоянно ощу-

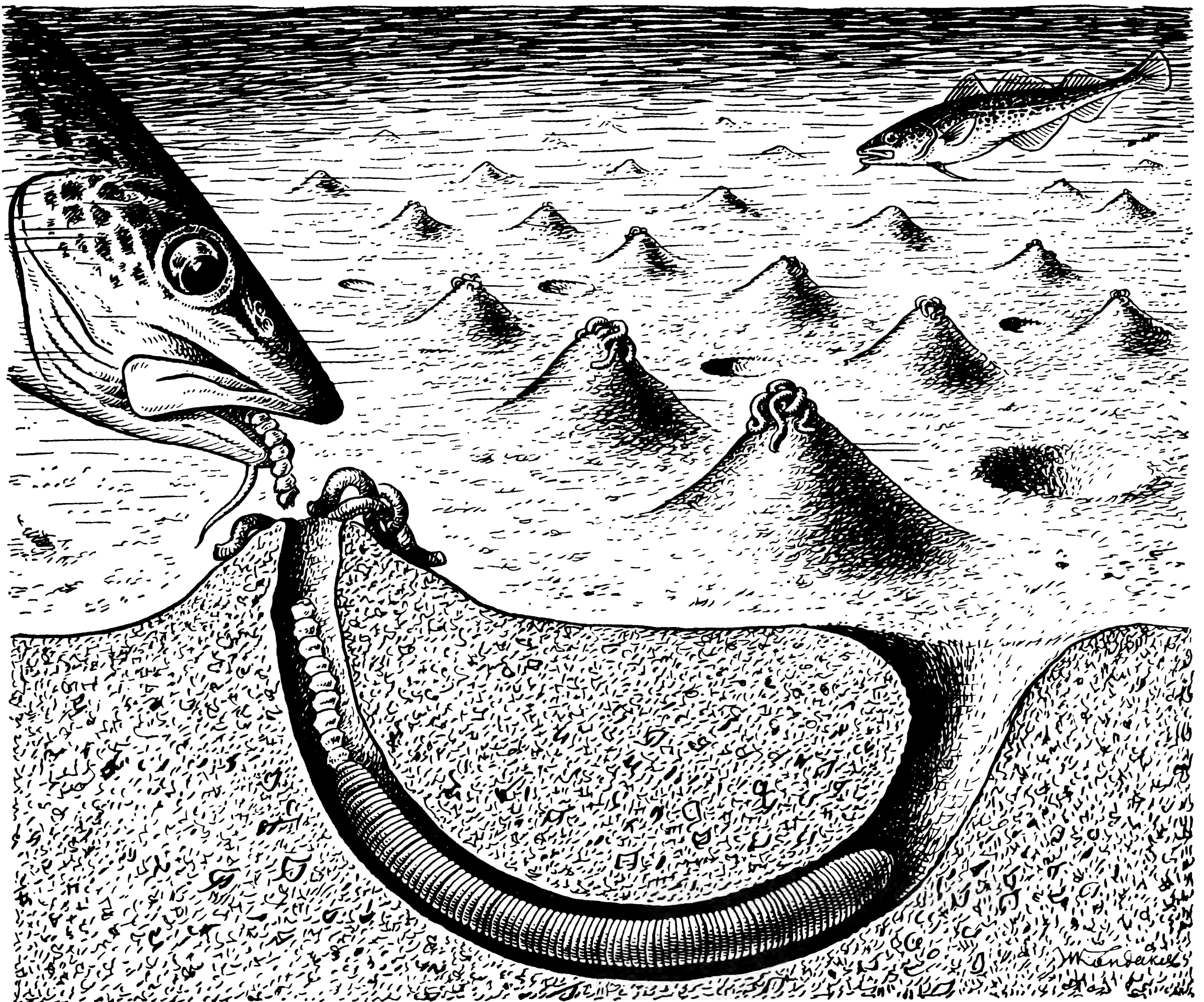
щается действие морского прибоя и где песчинки трутся друг о друга, как мельничные жернова. В сильный шторм интерстициалы клейким секретом наклеивают на себя множество песчинок, становятся похожими на футбольный мяч и катаются в волнах, словно мячики. После шторма они выходят из песчаной оболочки и снова возвращаются в толщу грунта.

Крупный отдел жизненных форм — к о м м е н с а л ы (цв. табл. 59). Они постоянно или временно связаны выгодными отношениями с другими организмами, от которых получают остатки пищи, защиту от врагов и др. Среди полихет семейство Polynoidae наиболее богато комменсалами. Они живут в мантийной полости моллюсков или в скелетных образованиях кораллов. Представители других семейств (Syllidae, Nereidae, Eunicidae) живут внутри полостей тела губок, в трубках других полихет, в мантийной полости многих моллюсков.

Другая жизненная форма — п а р а з и т ы. Они обитают на поверхности тела или внутри полостей других организмов и питаются их тканями или кровью. К паразитам относятся представители семейства Ichthyotomidae, питающиеся кровью рыб, и семейства Histriobdellidae, паразитирующие на теле десятиногих ракообразных.

Мы назвали лишь наиболее типичные жизненные формы взрослых полихет. Но жизненные формы заметно изменяются в течение индивидуального развития. Личинки полихет совершенно не похожи на взрослых родителей, т. е. они относят-

Рис. 319. Поселения пескожилов на песчаных пляжах Белого моря.



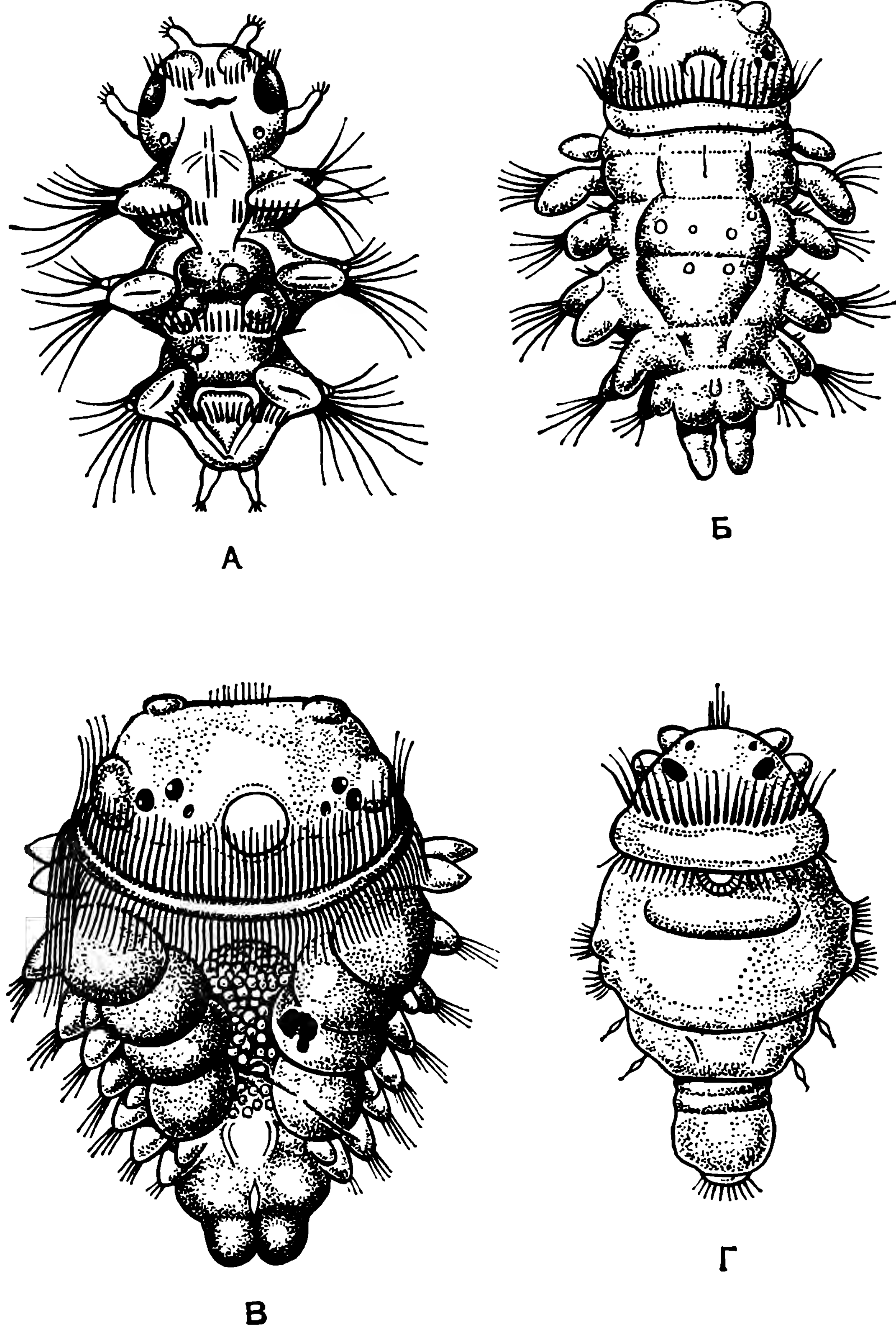


Рис. 320. Жизненные формы прибрежных личинок полихет.

А — Nereis virens; *Б* — Nereimyra punctata — оба представителя развиваются без заботы со стороны родителей; *В* — Harmothoe imbricata; *Г* — Spirorbis spirorbis — личинки этих представителей испытывают родительскую заботу только на ранних стадиях развития.

ся к другим группам жизненных форм. Личинки выполняют функцию расселения и расширения границ ареала, что необходимо для благополучия вида. В отличие от взрослых полихет, они ведут только свободный образ жизни. Среди них нет ни комменсалов, ни паразитов.

Среди личинок полихет можно различить пелагические и бентосные формы (цв. табл. 60). Пелагические личинки живут в толще воды и имеют сложный комплекс приспособлений для парения и активного движения. Удельная масса личинок и воды одинакова. Это достигается включением жира в стенку кишечника или развитием длинных провизорных щетинок, увеличивающих площадь опоры. Кроме того, тело личинок опоясано ресничными кольцами, за что они получили название трохофоры (от лат. «пояс»). При помощи этих ресничных поясков трохофоры активно плавают в воде. Пелагические личинки делятся на три жизненные формы: прибрежные, трансокеанические и океанические. Пелагические личинки, относящиеся к прибрежным и трансокеаническим формам, принадлежат к донным полихетам, тогда как личинки, относящиеся к разделу океанических, принадлежат к видам взрослых пелагических полихет. Прибрежные пелагические личинки характеризуются относительно коротким периодом пелагической жизни. Продолжительность их пребывания в толще воды составляет от нескольких часов до месяца. За это время они успевают совершить метаморфоз, превратиться в молодых полихет и осесть на дно моря недалеко от поселений родительских особей. Прибрежные формы личинок относятся к совершенно различным семействам полихет. Раздел прибрежных форм личинок, в свою очередь, распадается на две группы. Первая группа включает пелагических личинок, развивающихся без какой-либо заботы со стороны родителей, обладающих в связи с этим очень высокой плодовитостью. Высокая плодовитость в природе, как правило, компенсируется высокой смертностью. Родительские особи в этом случае выбрасывают в толщу воды сотни тысяч, а иногда миллионы мелких яиц с минимальным запасом питательных веществ. Освободившись от оболочек яйца, только что родившиеся крошечные трохофоры немедленно приступают к активному питанию бактериями и другими мельчайшими организмами. Примером могут служить личинки полихет Nereis virens и Nereimyra punctata (рис. 320, *А*, *Б*). Вторая группа личинок отличается тем,что о них родители заботятся только на ранних стадиях развития. Это заметно снижает их смертность. Забота о потомстве у полихет выражена в разной форме. Наиболее простой и распространенный способ родительской заботы — откладка яиц внутрь слизистых или кожистых капсул, прикрепленных на грунте, или на водорослях, или около родительских домиков. Например, у самок некоторых представителей семейства Phyllodocidae развиты специальные железы, продуцирующие секрет для формирования таких капсул.

Другие виды полихет вынашивают потомство при себе, по крайней мере первое время. Например, многие Polynoidae имеют на спине специальные выводковые камеры, в которых содержатся яйца и только что родившиеся трохофоры. Представители семейства Spirorbidae выводят трохофор внутри специальных крышечек, запирающих входное отверстие домика, в котором живут родительские особи. Во всех этих случаях личинки первое время развиваются под опекой родителей и питаются веществами, запасенными для них родителями. Когда запасы истощаются, личинки покидают капсулу (рис. 320, *В*, *Г*), выходят в толщу воды и переходят к самостоятельному добыванию пищи.

Трансокеанические жизненные формы личинок (рис. 321) включают представителей, имеющих приспособления для длительного пребывания в системе океанских течений. Они могут за 2—3 месяца пересечь Атлантический океан от африканского до американского берега. Взрослые полихеты этих видов живут только в прибрежной зоне континентов. Личинки данных полихет должны пересечь океан или погибнуть. Они снабжены очень длинными провизорными щетинками, длинными ловчими щупальцами; они способны задерживать метаморфоз и долго не превращаться во взрослую особь. Благодаря этим приспособлениям многие из них благополучно пересекают океан и, достигнув противоположного берега, превращаются в молодых полихет и оседают на дно в прибрежной зоне.

Океанические жизненные формы обитают в системе кольцевых океанских течений. Эти полихеты, встретив партнера противоположного пола, откладывают яйца в воду, не заботясь о судьбе потомства. Из оболочек яиц выходят трохофоры, которые в потоке морских вод превращаются во взрослых полихет и продолжают вечное кружение в океане (рис. 322).

Бентосные личинки — это донные личинки донных полихет. Это личинки наиболее заботливых родителей, которые так обильно обеспечивают потомство питанием, что его хватает на весь период развития, вплоть до наступления самостоятельного образа жизни взрослого животного.

Примером служат некоторые представители семейств Lumbrinereidae, Dorvilleidae, Terebellidae, Sabellidae, у которых личинки до самых поздних стадий проходят развитие внутри кожистых кладок или внутри материнских трубок. Эти личинки никогда не выходят в толщу воды, не имеют приспособлений для плавания или парения и не могут выполнять расселительную функцию.

Некоторые виды полихет полиморфны, т. е. претерпевают несколько жизненных форм во взрослом состоянии. У полихет известны два типа полиморфизма. Один из них проявляется в результате морфофизиологических перестроек систем органов. Например, многие виды семейства Nereidae, обитающие скрытно в норах на дне, незадолго до наступления половой зрелости начинают до неузнаваемости изменять внешний вид. Когда перестройки заканчиваются, разнополые особи всплывают в толщу воды, совершают брачный танец, выбрасывают в воду половые продукты и погибают. Другой тип полиморфизма у полихет проявляется в результате бесполого размножения, когда одна особь делится на две дочерние особи, резко отличающиеся друг от друга по морфологии, физиологии и поведению. Об этом подробнее мы расскажем в следующем разделе о жизненных циклах полихет.

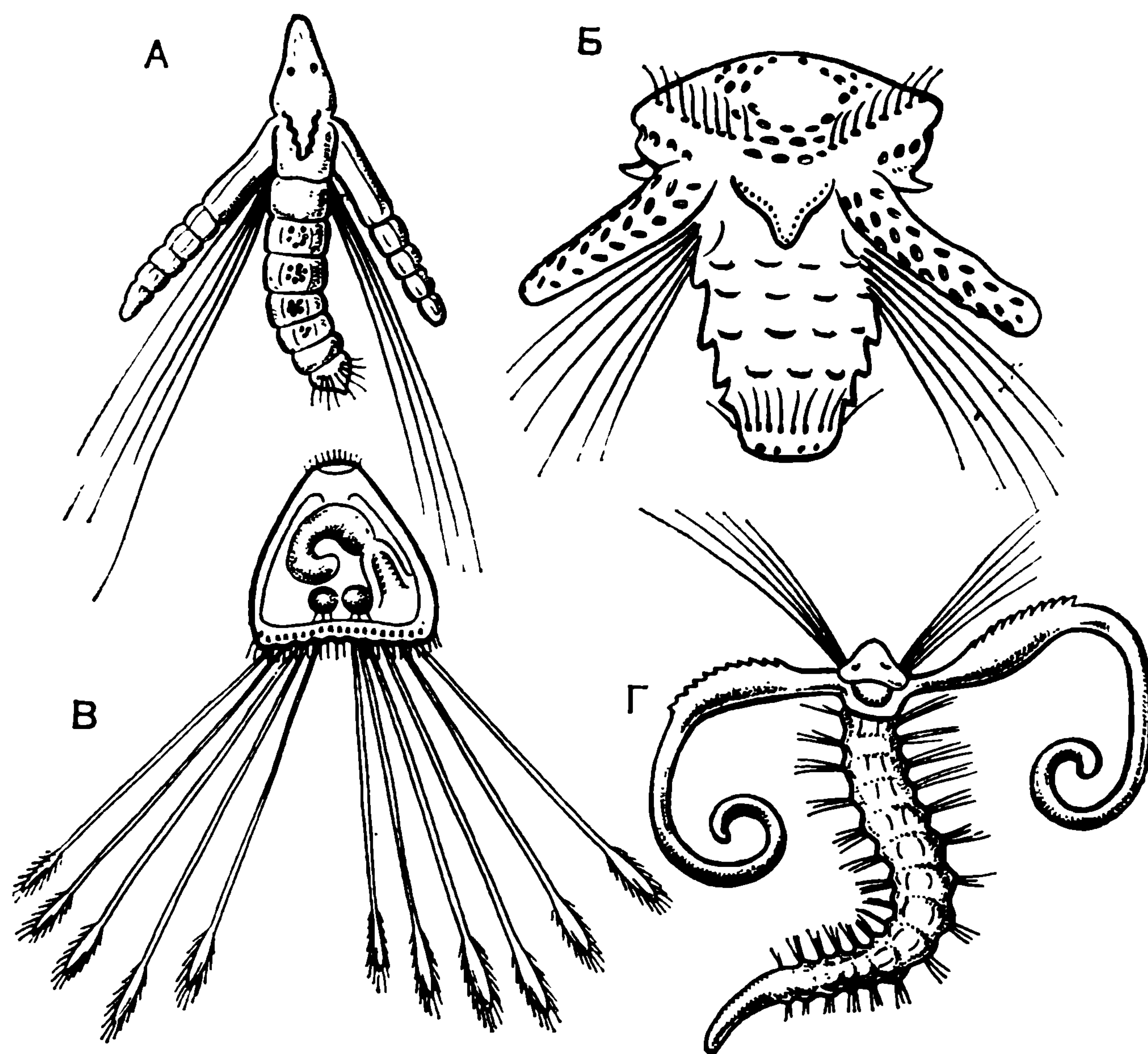


Рис. 321. Жизненные формы трансокеанических личинок полихет.

Личинки полихет семейства: *А* — Amphinomidae; *Б* — Sabellariidae; *В* — Oweniidae; *Г* — Magelonidae.

Жизненный цикл. Сопоставляя разнообразие жизненных форм взрослых полихет и их личинок, можно заметить, что группы полихет имеют разную последовательность чередования жизненных форм в жизненных циклах. Организмы, представляющие собой различные жизненные формы, на определенных фазах жизненного цикла выполняют разные функции вида: самосохранение, воспроизведение и расселение. Различают три типа жизненных циклов: пелагобентический, голопелагический, голобентический.

К пелагобентическому типу принадлежат виды полихет, у которых взрослые формы живут на дне, а личинки развиваются в толще воды. Существует несколько вариантов осуществления пелагобентического типа жизненного цикла. Первый вариант включает таких представителей, жизненный цикл которых протекает без смены поколений (метагенеза) и без проявлений заботы о потомстве. Например, представители рифообразующих полихет семейства Sabellariidae не могут размножаться бесполым путем и не проявляют заботы о своем потомстве. У этих полихет высоко развита функция самосохранения во взрослом состоянии. Она выражена в способности образовывать плотные скопления, подобные рифам. Уязвимость рифообразующих полихет очень низка. Мало таких хищников, которые смогли бы истребить огромные поселения животных, занимающих площади в сотни квадратных километров. Соответственно плотности поселений у этих полихет очень высока способность к воспроизведе-

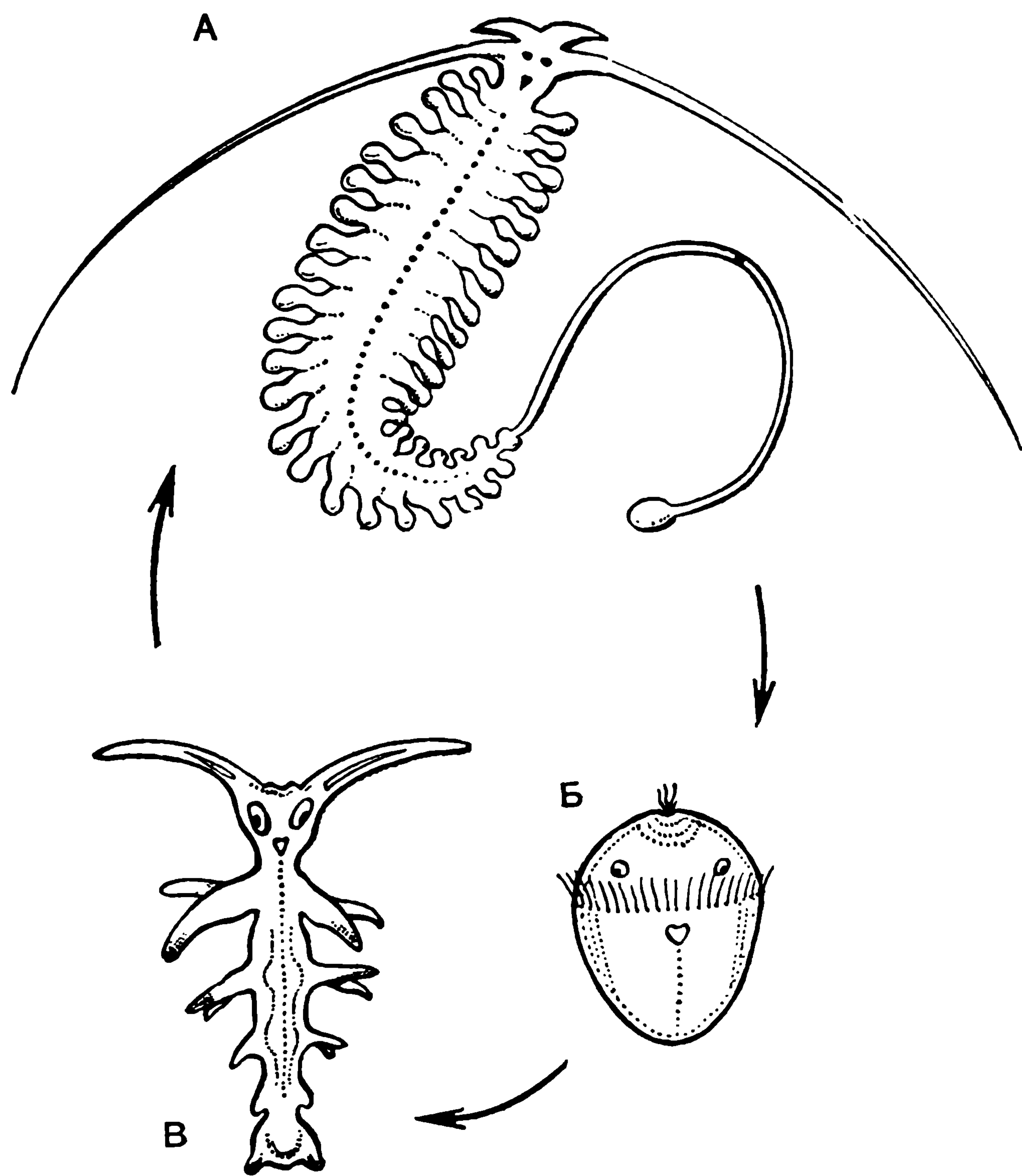


Рис. 322. Океаническая полихета Tomopteris и ее личинки: А — взрослая форма; Б — трохофора; В — нектохета.

нию. Таким образом, две главные функции вида — самосохранение и воспроизведение — у этих полихет осуществляют взрослые особи. Функцию расселения осуществляют пелагические личинки. Поскольку взрослые формы покрывают дно береговой зоны моря сплошным ковром, личинкам не удается осесть на уже занятых площадях, и они должны искать свободные места на значительном удалении от поселений взрослых. Это означает, что личинкам необходимо долго плавать и как можно дальше отплывать от поселений родительских особей. Но чем продолжительнее время пелагической жизни личинки, тем больше опасностей возникает на пути ее странствий и выше вероятность смертельного исхода при случайном попадании в неблагоприятные условия. Для компенсации высокой смертности личинок взрослые особи приобретают необычайно высокую плодовитость (до нескольких миллионов яиц от каждой самки). Второй вариант включает полихет, жизненный цикл которых совершается тоже без метагенеза, но с заботой о потомстве, распространяющейся только на ранние стадии развития личинок. Родители откладывают яйца в слизистые кладки или вынашивают яйца на своем теле в специальных выводковых камерах. Сформированные там личинки затем выходят в толщу воды и, совершив метаморфоз, оседают вблизи родительских поселений, плотность которых сравнительно невысока. Таким образом, смертность личинок снижается, как и плодовитость взрослых особей, и все функции вида осуществляются с меньшими энергетическими затратами и более гармонично. Этот вариант жизненного цикла наиболее широко распространен среди полихет и других морских донных беспозвоночных. Третий вариант жизненного цикла осуществляется без метагенеза и без заботы о потомстве, но с **эпитокией**, которая выражается в резком преобразовании параподиального аппарата и некоторых других систем органов. Эпитокия заканчивается синхронным выходом половозрелых особей в толщу воды, где происходит вымет гамет с такой высокой плотностью, которая необходима для полной гарантии оплодотворения максимального количества яиц. Этот вариант жизненного цикла характерен для представителей семейств Nereidae, Glyceridae и Hesionidae. Четвертый вариант жизненного цикла пелагобентического типа осуществляется с метагенезом, с заботой о потомстве и эпитокией. У некоторых видов выражен еще и полиморфизм. Например, некоторые представители семейства Syllidae ежегодно чередуют половой и бесполый способы размножения. Бесполые особи живут на дне и способны к бесполому размножению путем столонизации, которая завершается отделением цепочек особей, в будущем способных к половому размножению. Бесполые и половые особи резко отличаются друг от друга по морфологии и выполняют разные функции, необходимые для благополучного существования вида. Бесполые особи всегда остаются на дне и выполняют функцию самосохранения, так как они могут прятаться в грунте, в щелях и других укромных местах на дне моря. Половые особи приспособлены к пелагической жизни, они в большей степени подвергаются опасностям, так как ничем не защищены от хищников и других неблагоприятных условий. Но зато у них есть небольшая гарантия выжить и выполнить расселительную функцию вида. Выйдя в толщу воды, самцы и самки совершают брачный танец (рис. 323), после которого самцы погибают сразу, а самки, отложив яйца в специальную сумку, продолжают плавать и заботиться о своих малышах до тех пор, пока они не окрепнут настолько, что будут способны к самостоятельной жизни на дне моря (цв. табл. 56). Вырастив детей, самка погибает от истощения, так как она не имеет кишечника и весь период пелагической жизни не питается. Таким образом, здесь расселительная функция переходит на взрослую эпитокную фазу развития, а личинки косвенно принимают участие в выполнении этой функции, путешествуя вместе с матерью в системе морских течений. Личинки оседают на дно и превращаются в бесполые особи. Цикл замыкается. Наконец, в последнем варианте жизненного цикла происходит метагенез и про-

является забота о потомстве, но без эпитокии. Некоторые представители семейства Spionidae (Pygospio) размножаются фрагментацией: тело распадается на части и каждая часть регенерирует недостающие голову и хвост. Численность популяции после этого быстро возрастает. Половое размножение популяции происходит вследствие откладки яиц внутри трубки материнской особи. Здесь молодое поколение некоторое время развивается под присмотром родительницы. Сформированные личинки затем выходят в толщу воды и выполняют расселительную функцию вида.

Голопелагический тип жизненного цикла имеют полихеты, которые на всех фазах индивидуального развития живут в открытых частях океана на больших расстояниях от берега. Здесь животные имеют очень низкую плотность популяций, существуют на всех стадиях развития в одинаковых условиях, поэтому разделения функций между фазами жизненного цикла почти не существует. Циклы этого типа совершаются без метагенеза и без заботы о потомстве. Голопелагический тип жизненного цикла характерен для пелагических представителей семейств Alciopidae, Lopadorhynchidae, Pontodoridae, Iospilidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae, Poeobiidae, Polynoidae.

Голобентический тип жизненного цикла имеют полихеты, которые осуществляют весь путь индивидуального развития в условиях морского дна. Развиваются они без чередования полового и бесполого размножения, а забота о потомстве гипертрофирована настолько, что пелагическая стадия личинки полностью утрачивается вместе с функцией расселения. У этих полихет различают две формы заботы о потомстве. В первом случае родители заботятся о детях, пока они не станут самостоятельными. Например, полихеты рода Ophryotrocha охраняют потомство в кладке, не отходя от нее в течение нескольких недель. Особенно внимательна самка, которая отгоняет от кладки всех любителей легкой наживы; ей помогает самец. Вторая форма заботы о потомстве выражена у некоторых представителей семейства Nereidae, для которого характерно живорождение. Потомство проходит развитие в материнском организме; молодые особи способны сразу вести самостоятельный образ жизни.

Систематические группы полихет. В современной фауне известно более 50 семейств полихет. Рассмотрим наиболее массовые и практически важные группы.

Семейство Phyllodocidae включает около 300 видов. Представители этого семейства часто и в больших количествах встречаются в морях и океанах. Они имеют тонкое длинное тело, окрашенное в ярко-зеленый или оранжевый цвет, пестро окрашены. Некоторые виды достигают значительной длины. Phyllodoce laminosa достигает в длину

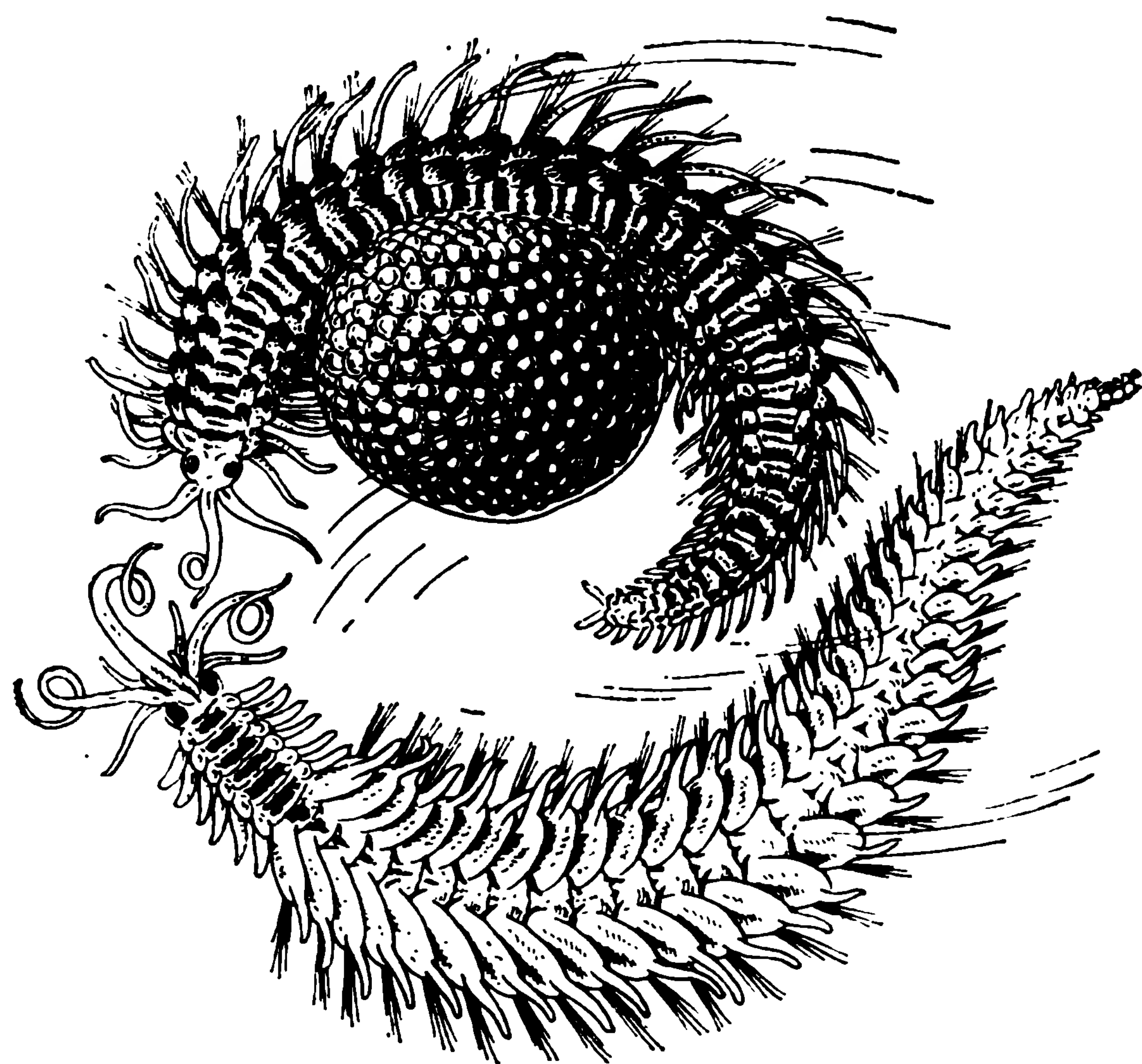


Рис. 323. Брачный танец Autolytus (сем. Syllidae).
Самка с сумкой, наполненной яйцами (*вверху*), и кружащийся около нее самец (*внизу*).

75 см. Эти полихеты весьма подвижны, легко скользят среди морских зарослей. Некоторые строят слизистые чехлики и прячутся в них. Иные могут на короткое время зарываться в ил или в песок. Головной отдел у них вооружен тактильными и хеморецепторными придатками или щупальцевидными усиками. Глаза есть, но зрение по остроте уступает осязанию. Филлодоцидам свойственна длинная глотка с хватательными придатками. Глотка в момент охоты выбрасывается навстречу жертве, а хватательные придатки крепко удерживают добычу. Параподии у филлодоцид имеют только одну лопасть, тогда как у многих других полихет из других семейств параподии двухветвистые. Основное число видов филлодоцид относится к донным формам. Только некоторые виды живут в поверхностных слоях воды в открытом океане. Таковы Maupasia и Pedinosoma.

Семейство Alciopidae включает 32 вида. Все они относятся к пелагическим формам и живут в системах постоянных кольцевых океанических течений. Голова с пятью усиками. Огромные телескопические глаза ярко-красного цвета имеют хрусталики, способные к аккомодации (рис. 314). Тело полупрозрачное, иногда длинное. Это — океанские хищники, которые охотятся за мальками рыб и другой доступной добычей.

Семейство Tomopteridae включает 41 вид. Это исключительно пелагические полихеты. Тело томоптер прозрачно, как стекло, что позволяет им незаметно приближаться к жертвам. На подковообразной голове у них развиты две нитевидные щетинки, длина которых превосходит длину тела животного (рис. 322). Эти щетинки значительно увеличивают площадь опоры и обеспечивают эф-

фект парения в толще воды. Найденные в древнейших породах Австралии отпечатки полихет по своему внешнему виду напоминают современные формы томоптер (рис. 324). Возраст этих древних пород, найденных в Австралии, достигает нескольких сотен миллионов лет.

Семейство Aphroditidae включает 63 вида, большая часть которых обитает в тропических и субтропических морях. Полихеты этого семейства очень красивы. Густой войлочный покров из тончайших щетинок переливается всеми цветами радуги (цв. табл. 53, 55). Это крупные полихеты, достигающие длины до 20 см. Движение их не очень быстрое. На спинной стороне, покрытой войлоком из тончайших красивых щетинок, нередко поселяются актинии, сипункулиды, а иногда и мшанки. Такое сожительство не мешает афродите, а скорее маскирует ее на дне моря и защищает от нападения хищников.

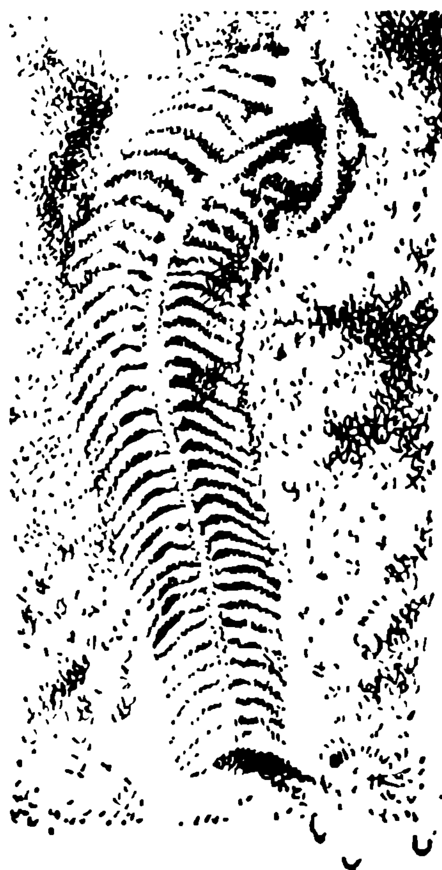


Рис. 324. Отпечаток древнего пелагического червя Spriggina floundersi, найденный в докембрийских отложениях Австралии.

Семейство Polynoidae включает 570 видов, широко распространенных во всех морях земного шара. Это так называемые *чешуйчатые полихеты*. Они называются так потому, что их спинная поверхность защищена дисковидными чешуями. Между спинной стороной тела и чешуями есть небольшое пространство, которое можно считать выводковой камерой для выведения потомства. Здесь воспитываются трохофоры до выхода их в толщу воды. Многие полиноиды — комменсалы: они живут внутри полостей тела губок, внутри скелетных образований кораллов, в трубках других полихет, на теле морских звезд, в мантийной полости некоторых моллюсков. Немало полихет этого семейства обитает в океане на дне сверхглубоких впадин, где давление столба воды достигает 1000 атм.

Семейство Syllidae включает более 450 видов. Это очень красивые и разнообразные по форме полихеты. Они небольшие по размеру, но очень ярко и пестро окрашены. Обитают среди густых зарослей губок, гидроидов, мшанок и других колониальных беспозвоночных животных. Некоторые виды силлид питаются гидроидами, которых высасывают специально для этого приспособленным хоботом. Способы размножения у силлид разнообразнее, чем у представителей других семейств полихет. Некоторые способы размножения специфичны только для силлид. Например, у Syllis ramosa, паразитирующей внутри тела губок, процесс почкования захватывает все тело силлиды (рис. 325). Каждая почка формирует сначала задний конец. В результате возникает очень сложно разветвленная колония с одной головой и множеством задних концов, в которые входят ветви кишечника от материнского организма. Такая колония первое время продолжает жить внутри тела губки и питается ее тканями. Паразитический способ питания позволяет этой силлиде одним ртом прокормить своих многочисленных детей, пока еще не имеющих собственной головы. После того как головы сформируются, почки покидают тело родной губки, и молодые силлиды начинают искать другую губку, чтобы начать в ней новую жизнь. У Trypanosyllis зона почкования сосредоточена вблизи заднего конца материнской особи. Здесь образуется целый пучок половых особей разного возраста. Старшие и наиболее зрелые постепенно отшнуровываются и уплывают. Материнская особь не имеет пола и всегда остается на дне. У Autolytus полиморфизм выражен наиболее ярко среди всех других полихет. Популяция здесь состоит из бесполых и половых особей. Бесполые особи живут на дне 2—3 года. Половые особи резко отличаются друг от друга (половой диморфизм). Внешний вид скромный; самцы имеют закрученные усы, ярко-красную окраску тела, огромные черные глаза. Самцы и самки совершают брачный танец (рис. 323). После этого самцы погибают, а самки вынашивают детей при себе. Когда они станут самостоятельными, она тоже гибнет.

Семейство Nereidae включает 440 видов. Эти полихеты представлены во всех морях мира многочисленными крупными и мелкими формами. Тела нереид чаще всего окрашены в зеленые тона и переливаются всеми цветами радуги. Они живут в норах, которые роют в иле и песке. У многих видов нереид выражена эпитокия. Нереиды образуют на мягких грунтах поселения большой плотности. Поселениями могут быть заняты значительные площади морского дна, на которых откармливается молодь рыб. Например, на обширных площадях дна Каспийского моря, занятых нереидами, откармливаются стада осетровых рыб.

Семейство Eunicidae включает более 300 видов. Некоторые из них движутся свободно, а другие живут в трубках. Глотка эвницид снабжена челюстями. Верхняя челюсть состоит из множества зазубренных пластинок, подвижно соединенных между собой. Пластинки образуют подобие терки для натирания овощей. У каждого вида эвницид они имеют специфичную форму. Опытные специалисты по одним только пластинкам челюстей могут определить вид эвницида. Челюсти этих полихет сохраняются в ископаемом состоянии многие миллионы лет, потому что хитин, из которого они состоят, необычайно прочен. Сходство челюстей ископаемых эвницид, пролежавших в земле 350 млн. лет, с челюстями современных эвницид

поразительно велико и свидетельствует о том, что иногда скорость эволюционного процесса снижается до минимума. Челюсти ископаемых эвницид позволяют палеонтологам и геологам определять возраст слоев земных осадочных пород, что очень важно в поиске полезных ископаемых.

Семейство Spionidae включает более 200 видов. Это мелкие полихеты, обитающие в береговой зоне морей. Многие из них живут в береговой зоне моря (на морских песчаных пляжах). Здесь они образуют поселения с плотностью до 1000 особей на 1 м². На голове у спионид находятся два длинных и очень подвижных усика, при помощи которых спиониды собирают вокруг себя песчинки и пищевые частицы. На усиках есть механизм, определяющий принадлежность схваченной частицы к органическому или неорганическому веществу, размер и массу частицы, ее конфигурацию, степень окатанности, характер граней и др. Если частица удовлетворяет требованиям, она переносится ближе ко рту. Если частица годна в пищу, она проглатывается, если годна для постройки домика, то приклеивается липкой слюной к ранее найденным частицам и употребляется для ремонта старого или для постройки нового домика в виде трубки. В береговой зоне моря шторм часто разрушает домики этих полихет, и они почти постоянно заняты ремонтом. Личинки спионид — одни из самых крупных среди личинок полихет и других беспозвоночных в планктоне и одни из самых массовых личинок в морях северных и умеренных широт.

Семейство Terebellidae включает более 350 видов. Это полихеты среднего и крупного размеров, чаще обитатели твердых грунтов. Они ведут неподвижный образ жизни, живут в илистых и песчаных трубках. Густой пучок тонких щупалец на головном конце тела—это ловчий аппарат для сбора мелких органических частиц, годных в пищу. Щупальца подвижны, они могут сильно сокращаться и вытягиваться. Вдоль всей длины они покрыты ресничками, которые гонят органические частицы пищи к ротовому отверстию. Полихеты раскидывают пучок щупалец во все стороны по радиусам от рта и собирают мелкие пищевые частицы с очень большой площади вокруг своего домика. Эти полихеты живут в таких зонах берега моря, где постоянный приток органического ила обеспечивается движением водных масс. Таким образом, теребеллиды всегда обеспечены кормом, много едят и сами служат кормом для рыб и других животных.

Семейство Arenicolidae включает 28 видов. Пескожилы (их так называют потому, что они живут непременно на плоских песчаных отмелях в море) — крупные черви, морфология которых приспособлена к жизни в толще песка (рис. 319). Перистальтическими движениями тела пескожилы зарываются в песок, а остановившись и закрепив стенку вырытой норы особой цементирующей

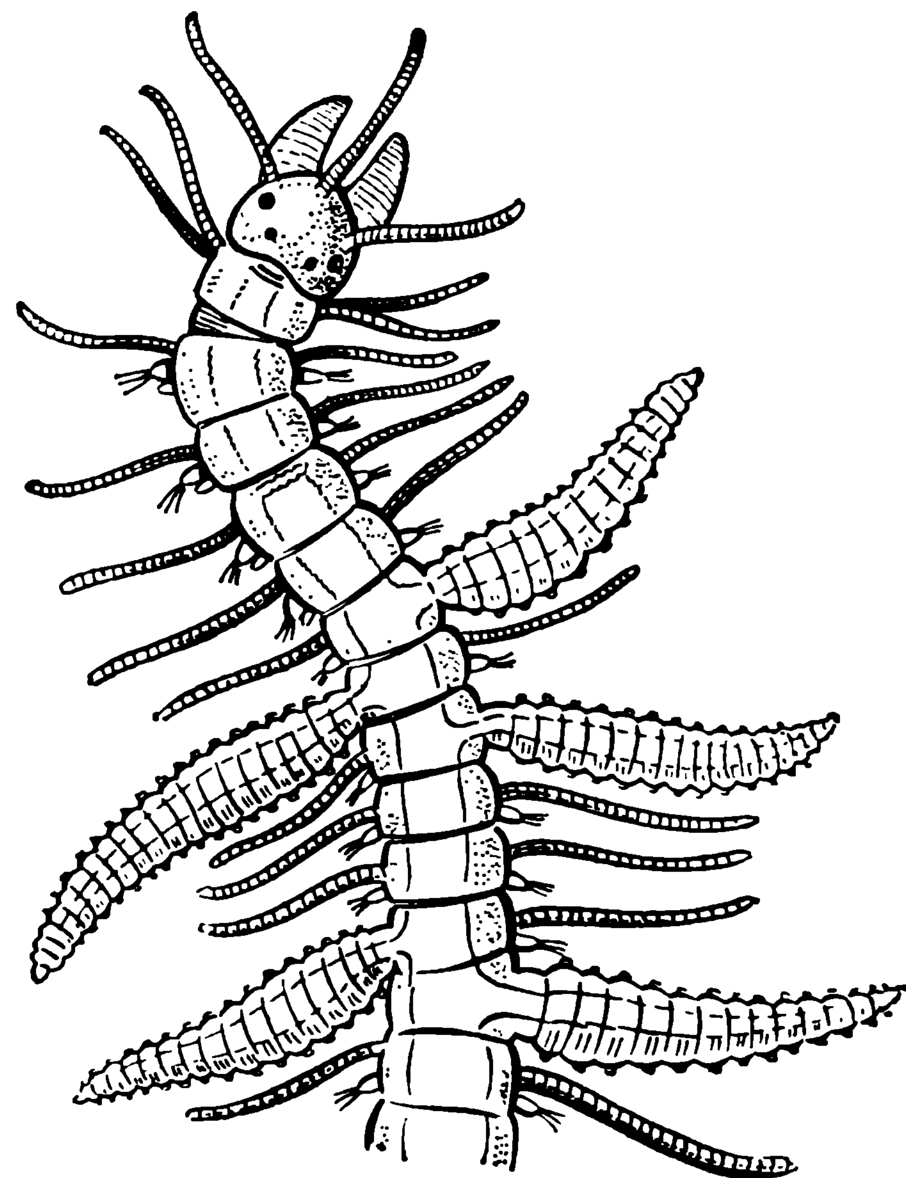


Рис. 325. Боковое почкование полихеты Syllis ramosa.

смазкой, приступают к добыванию пищи. Пескожил глотает песок до тех пор, пока на поверхности не образуется воронка, в которую попадают водоросли, мелкие животные, органический ил. По мере того как поток песка проходит через кишечник, вместе с ним попадает и пища. В способе добывания пищи пескожилы сходны с дождевыми червями. Пескожилы, как и дождевые черви, считаются лучшей наживкой у рыбаков.

Семейство Sabellariidae включает около 60 видов. Эти полихеты обитают на скалистом грунте и характерны тем, что образуют подобие рифов. Они почти не способны к одиночному существованию. Сабеллярииды живут в приливо-отливной зоне умеренных морей, где вода содержит много взвешенных органических частиц, годных в пищу. Колонии сабеллариид сверху похожи на соты пчел. В каждой ячейке живет отдельная особь полихеты. Ячейки тесно прижаты одна к другой, а соты сплошным ковром покрывают скалистый берег моря. Когда во время отлива уровень воды понижается и морское дно обнажается, животные остаются на суше в течение 6 ч летом под палящим солнцем, зимой — на морозе. Сабелляриидына это время прячутся в ячейку, а вход закрывают герметической крышкой, что позволяет им пережить неблагоприятное время осушения.

Семейство Sabellidae включает около 300 видов. По окраске и внешнему облику сабеллиды — одни из красивейших полихет. Это обитатели трубок, приподнятых над субстратом. Внешне они похожи на лучшие сорта японских хризантем. Тонкая кожистая трубка служит постоянным убежищем для сабеллиды, которая никогда не покидает своего жилища. Из трубки выставляется только

головной конец с веерообразным венцом щупалец, служащих и как ловчий аппарат для добычи пищи, и для дыхания.

Семейство Serpulidae включает более 300 видов. Эти полихеты живут в известковых трубках, которые иногда образуют крупные сростки из нескольких сотен особей. Встречаются серпулиды среди коралловых рифов или прикрепляются к раковинам моллюсков и брахиопод. Многие виды обрастают днища судов и подводные сооружения. Полихета *спирографис*, относящаяся к этому семейству,— одна из красивых форм подводного мира (табл. 53).

Семейство Spirorbidae включает более 150 видов очень мелких полихет — обитателей спиральных известковых трубок. Они занимают существенное место среди обрастателей днищ судов и подводных сооружений. Спирорбисы часто образуют поселения с большой плотностью и могут покрывать твердые субстраты сплошным ковром.

ПОДКЛАСС МИЗОСТОМИДЫ (MYZOSTOMIDA)

Особое место среди многощетинковых кольчецов занимают *мизостомиды*, которые паразитируют на морских лилиях, морских звездах и офиурах. Паразитический образ жизни всегда накладывает отпечаток на организацию животных.

Тело мизостомид уплощается и укорачивается, принимая форму диска. Кольчатость, столь обычная для кольчецов, утрачивается. Голова сливается с телом и не несет сложных органов чувств. Однако принадлежность к кольчецам выдают многие признаки. Развитие у мизостомид протекает с трохофорой. У взрослых мизостомид развиты пять пар параподий со щетинками. Есть также и остатки полости тела. Мизостомиды сравнительно невелики. Они сидят на теле иглокожих и сосут соки своих хозяев.

Класс многощетинковых кольчецов — сравнительно небольшая группа беспозвоночных животных — удивительно богат и разнообразен видами и формами. Полихеты имеют немаловажное значение в жизни Мирового океана. Одни группы полихет (седиментаторы) принимают участие в очистке воды от механической и органической взвеси и делают воду более прозрачной. Сквозь прозрачную воду солнечный свет глубже проходит в толщу и лучше прогревает ее. Теплом и светом пользуются фотосинтезирующие организмы, например водоросли. Значит, полихеты вместе с другими морскими фильтраторами способствуют повышению урожайности в море. Морским урожаем пользуются другие полихеты, образующие обширные поселения, на которых откармливаются стада рыб. Полихеты весьма калорийны и в желудках рыб усваиваются без остатка. Они активно участвуют в передаче энергии по пищевым цепям в море. Полихетами питаются рыбы, рыбой — тюлени, дельфины, человек. Есть и такие полихеты, которые вместе с многими другими обрастателями вызывают коррозию металла на подводных сооружениях и днищах судов. Иные украшают подводные сады и создают впечатление цветочных клумб, восхищая окраской и формой.

КЛАСС ОЛИГОХЕТЫ[1], ИЛИ МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ КОЛЬЧЕЦЫ (OLIGOCHAETA)

Общая характеристика. *Олигохеты* — большая и еще недостаточно изученная группа животных, к которой относятся и хорошо всем известные земляные, или дождевые, черви. Большинство олигохет обитают в почве, многие населяют пресные водоемы; встречаются они и в солоноватых водоемах, а также в морях. Морские виды до недавнего времени считались исключением, однако сейчас их известно уже более 200, причем некоторые донные формы обнаружены на глубине более 4500 м. В пресных водоемах (реках, озерах, болотах и др.) встречается около 1000 из общего числа (более 5000) описанных видов. Все остальные — обитатели почвы, но некоторые из них, встречающиеся преимущественно по берегам водоемов, ведут земноводный образ жизни. В пределах нашей страны пока что зарегистрировано более 400 видов олигохет, но эта цифра далеко не отражает действительного положения вещей, так как некоторые семейства, в частности одно из наиболее богатых видами — *энхитреиды*, остаются почти не изученными.

Среди олигохет есть и карлики, и гиганты. Длина тела самых мелких пресноводных измеряется долями миллиметра, а у наиболее крупных тропических земляных червей она превышает 2,5 м. Но это исключение. Большинство водных олигохет имеет размеры от нескольких миллиметров до 10—15 см, а почвенных — от 0,5 до 30—40 см.

[1] Некоторые систематики объединяют олигохет вместе с пиявками в класс Clitellata. В этом случае пиявки и олигохеты рассматриваются как подклассы в классе Clitellata.

Важнейшая особенность организации олигохет, как и полихет,— метамерия, т. е. правильная повторяемость органов вдоль оси тела животного. Это выражается в том, что все червеобразное тело поделено перетяжками на отдельные участки — кольца, называемые сегментами или сомитами. Число сегментов тела у разных видов олигохет различно, от 5—6 до 500—600; в отличие от полихет, они никогда не имеют парных выростов — параподий, но обычно несут по четыре пучка щетинок (рис. 326).

На переднем конце тела находится головная, или предротовая, лопасть, которая у большинства видов представляет собой небольшой округленный выступ впереди рта (рис. 327). Далее следует первый сегмент, никогда не несущий щетинок; на его нижней передней стороне находится рот. Все остальные сегменты, начиная со второго, как правило, снабжены четырьмя пучками щетинок каждый: двумя спинными (справа и слева) и двумя брюшными. У некоторых видов спинные пучки начинаются не вместе с брюшными, со второго сегмента, а несколько отступя от переднего конца тела — с четвертого, пятого, шестого и даже двадцатого сегмента. Как исключение имеются виды лишь с брюшными щетинками и даже вовсе без них. В каждом пучке часто бывает по две более или менее одинаковые щетинки (например, у большинства дождевых червей). У тропических червей рода Pheretima число щетинок на каждом сегменте значительно больше — несколько десятков, а у некоторых видов до 150 — и расположены они не пучками, а в один ряд вокруг всего сегмента. У водных олигохет, как правило, в каждом пучке по нескольку щетинок — от 3—4 до 10—15, причем эти щетинки бывают различной формы: игловидные, крючковидные с простым или двузубчатым концом, веерные, простые, перистые, волосовидные и др. (рис. 328).

Стенка тела олигохет состоит из пяти основных слоев: тонкой неклеточной кутикулы, выделяемой кожей; кожного эпителия, состоящего из одного слоя клеток, двух слоев мускулатуры — наружного кольцевого и внутреннего продольного и наконец, внутреннего слоя целомического эпителия, ограничивающего вторичную полость тела (целом), в которой располагаются внутренние органы. Эта полость, заполненная прозрачной жидкостью, содержащей взвешенные в ней клетки, разделена тонкими мускульными перегородками — диссепиментами на отдельные отсеки, соответствующие наружной сегментации. Таким образом, в каждом сегменте находится свой обособленный участок полости тела, а в нем пара выделительных органов — нефридиев, один справа, другой слева (рис. 329). Имеется замкнутая кровеносная система; продольные сосуды идут вдоль всего тела, связывающие их кольцевые сосуды есть в каждом сегменте. Пищеваритель-

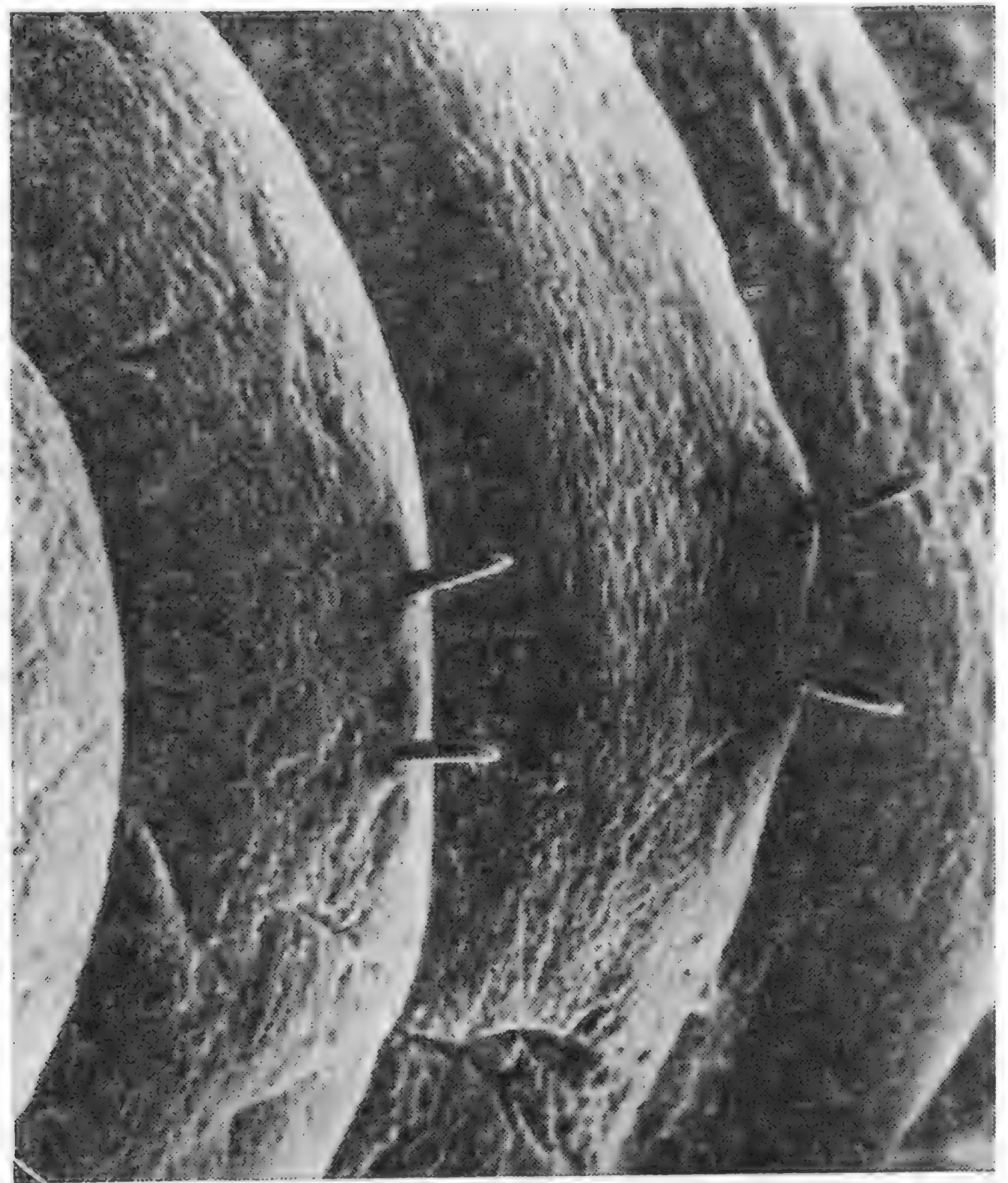
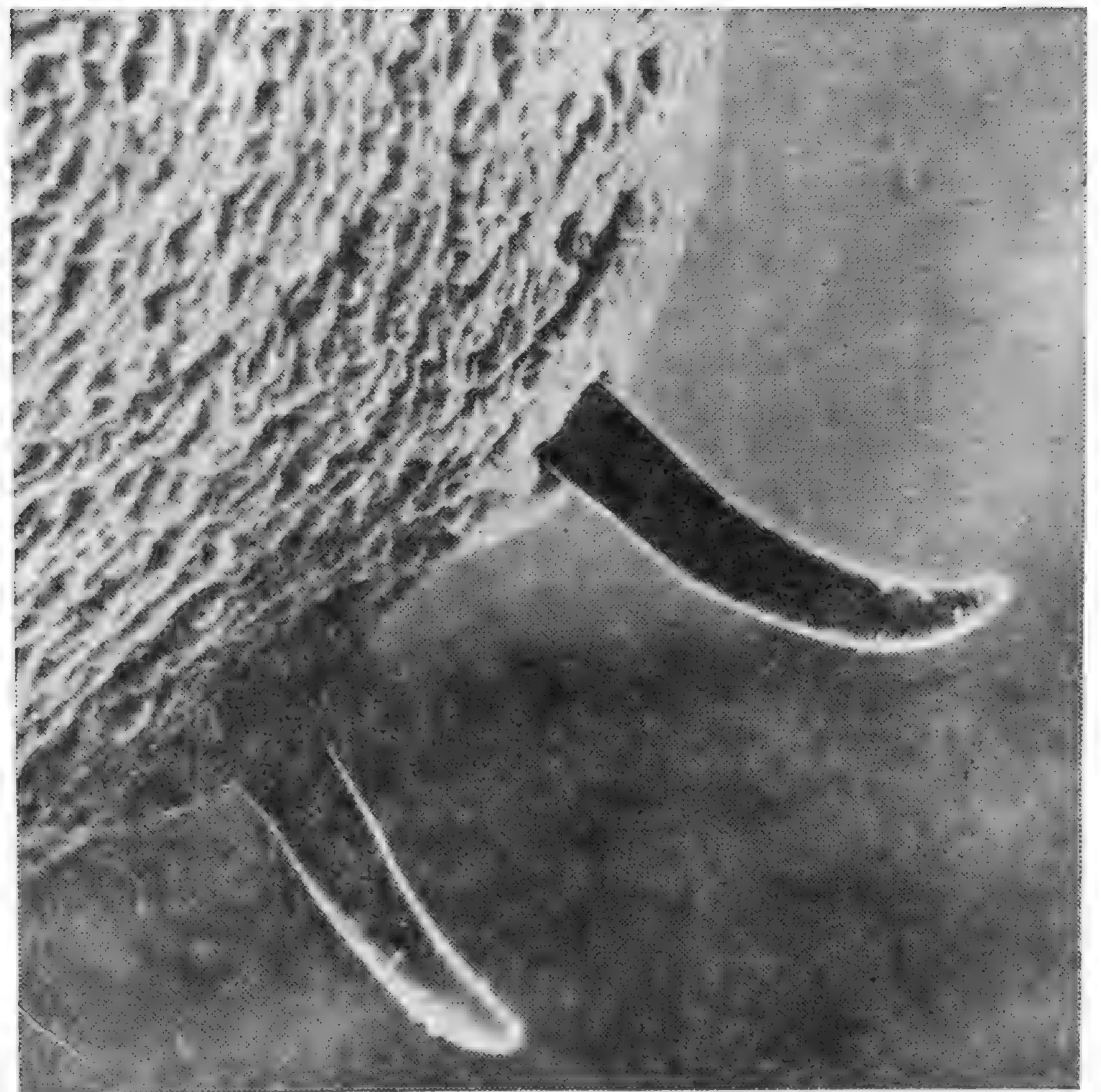


Рис. 326. Брюшные пучки щетинок дождевого червя Eisenia nordenskioldi.

При увеличении: *вверху* — в 100 раз; *внизу* — в 300 раз.



ный канал проходит вдоль всего тела, от ротового отверстия до анального. Обычно он подразделяется на отделы: ротовая полость, глотка, пищевод, иногда зоб, один или несколько желудков, средняя кишка (самая длинная часть), задняя кишка (рис. 330)

В каждом сегменте, в брюшной его части, находится двойной нервный узел с отходящими от него нервами. Узлы всех сегментов соединяются продольными нервными тяжами — коннективами в единую брюшную нервную цепочку. В головной лопасти или несколько позади нее, над глоткой, находится головной мозг (надглоточный ганглий), соединенный с первым узлом брюшной цепочки (подглоточным) двумя тяжами, охватывающими глотку (окологлоточными коннективами). Глаз у большинства олигохет нет, они имеются только у некоторых видов одного семейства водных олигохет — *наидид*. Однако, как правило, олигохеты реагируют на освещение, что связано с наличием в коже, особенно на головном конце, особых светочувствительных клеток — фоторецепторов. В коже головного конца тела дождевых червей обнаружены рецепторные органы, которые являются, по-видимому, органами осязания (рис. 327). Дыхание у подавляющего большинства видов кожное, но у некоторых пресноводных олигохет имеются жабры.

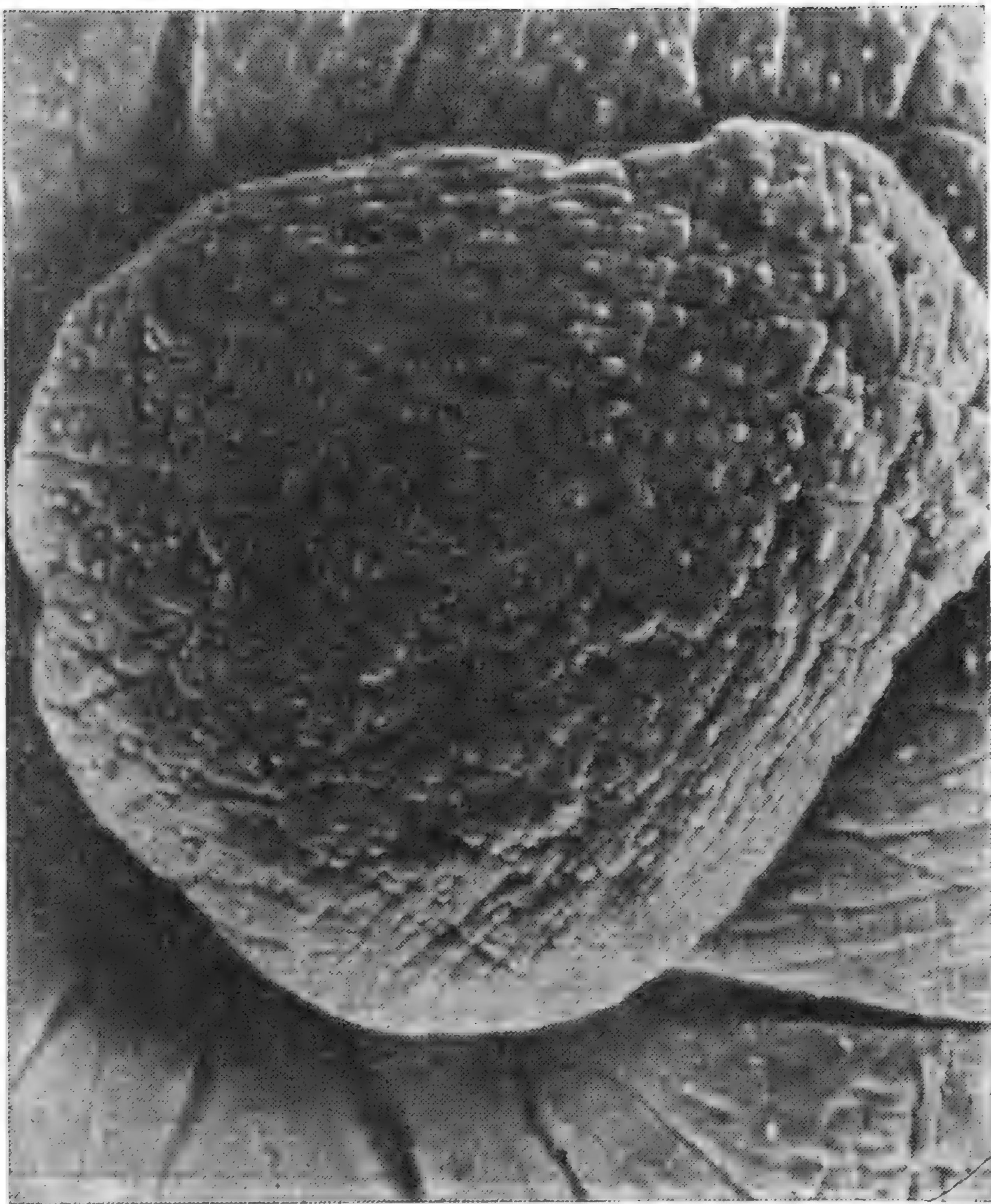
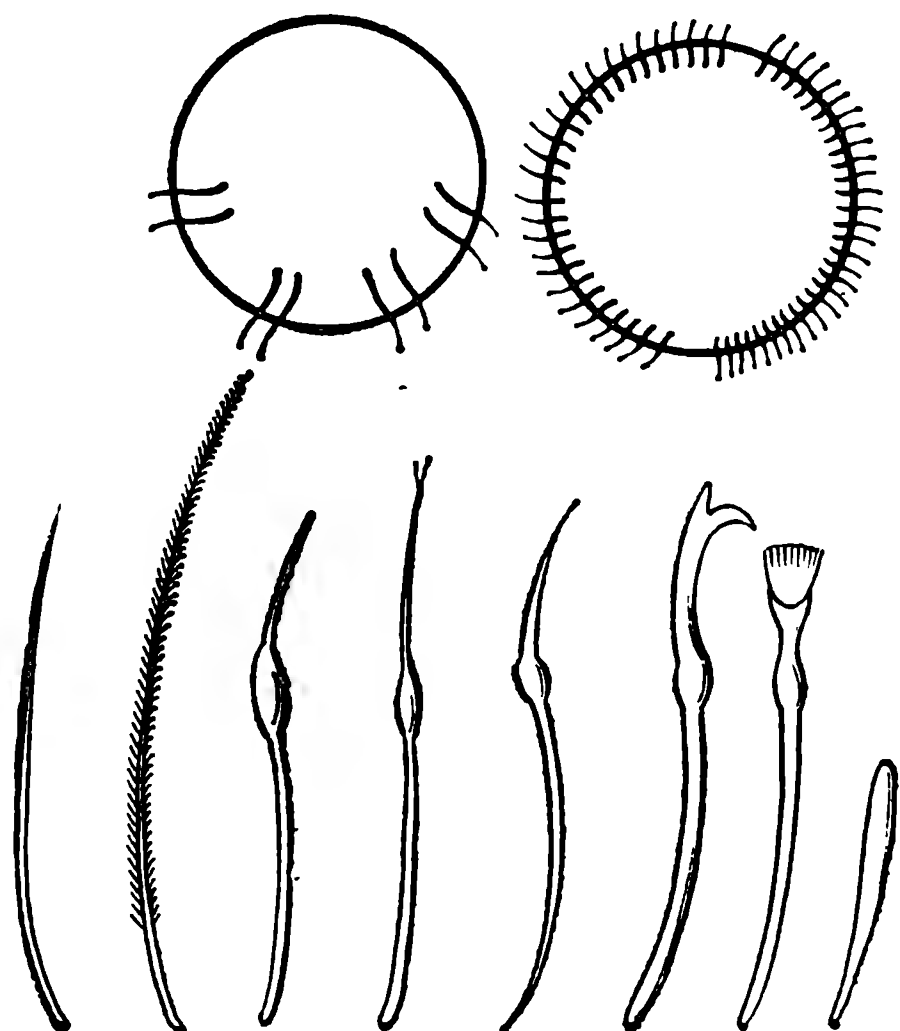


Рис. 327. Головная лопасть дождевого червя Eisenia nordenskioldi (сем. Lumbricidae).

Хорошо заметны многочисленные рецепторные органы, имеющие вид мелких небольших бугорков.

Все олигохеты—гермафродиты (рис. 331). Оплодотворению предшествует спаривание, во время которого сперматозоиды каждого из двух червей переходят в семеприемники другого (рис. 332). Затем у каждого из них на пояске, представляющем железистое утолщение кожи нескольких определенных сегментов, выделяется кокон, первоначально имеющий форму бочонка, открытого с обоих концов. Сокращениями мускулатуры тела кокон сдвигается постепенно вперед и сбрасывается «через голову», после чего концы его смыкаются и он принимает форму лимона (рис. 333). Но прежде чем кокон будет сброшен, в него откладываются яйца (когда он продвигается над отверстиями яйцеводов), а затем из семеприемников поступают сперматозоиды, полученные при спаривании от другого червя. Таким образом, оплодотворение яиц происходит не в теле червя и не во внешней среде, а в коконе. Только у очень немногих олигохет (у земляных червей из сем. Eudrilidae) женские половые пути сообщаются с семеприемниками, в результате чего у них наблюдается внутреннее оплодотворение. У некоторых олигохет описано самооплодотворение, а другие способны к партеногенезу, т. е. девственному (без оплодотворения) развитию яиц. Из кокона, внутри которого происходит дальнейшее развитие отложенных в него яиц, выходят маленькие червячки, похожие на взрослых (рис. 334).

Рис. 328. Расположение и типы щетинок.



Кроме полового, у олигохет наблюдается и бесполое (вегетативное) размножение, но оно свойст-

венно представителям только некоторых семейств водных червей. Бесполое размножение может происходить путем либо архитомии, либо паратомии. При архитомии тело червя самопроизвольно (иногда в результате внешнего раздражения) распадается на два или большее количество фрагментов, после чего у каждого из них развиваются недостающие части и он постепенно превращается в целого червя. При паратомии (рис. 335) на теле червя, на некотором расстоянии от головного конца, намечается перетяжка, подразделяющая его на две части; после этого задняя часть, не отделяясь сначала от передней, образует головной конец, а передняя — задний. Теперь два образовавшихся червя могут разделиться окончательно, но часто, прежде чем это произойдет, каждый из них опять начинает делиться. Таким образом возникают «цепочки», состоящие из 4—5, иногда и большего числа особей.

Типичные представители класса олигохет. Деление класса олигохет на отряды еще окончательно не установилось; рассмотрим важнейшие семейства. Семейство *эолосом* (Aeolosomatidae) включает немногим более 20 видов. Представители этого семейства обладают некоторыми особенностями строения, отличающими их от всех прочих олигохет, и поэтому некоторые систематики не относят эолосом к классу Oligochaeta. Длина тела этих мелких червей редко превышает 2—3 мм, а у некоторых из них она меньше 1 мм. Только один вид — Aeolosoma maritima обитает в морях. В пресных водоемах, болотах, в прибрежной части прудов, озер и рек эолосомы встречаются довольно часто, но обнаружить их из-за мелких размеров нелегко. Под микроскопом можно заметить изящное животное — *гемприхову эолосому* (Aeolosoma hemprichi) — один из самых обычных у нас видов. Маленький прозрачный червячок сразу узнается по характерным оранжевым кожным железкам, которые разбросаны по всей поверхности тела в виде округлых пятнышек (рис. 336). У других видов эолосом железки окрашены иначе — в желтоватый, зеленый или голубоватый цвета, а могут быть и бесцветными. Число сегментов их тела невелико — от 7 до 20, сегментация выражена нерезко. На каждом сегменте тела имеется по четыре пучка тонких волосовидных щетинок, а на нижней стороне головной лопасти и около рта — многочисленные реснички, благодаря которым эти черви могут не только ползать, но и плавать; для них характерно скользящее движение. Пищей им служат микроскопические водоросли и бактерии, мельчайшие частицы разлагающихся органических веществ, поэтому особенно благоприятные условия для размножения большинство из них находит в умеренно загрязненных водоемах, в местах скопления у берегов гниющих растений. Нередко эолосомы размножаются в большом количестве в аквариумах с рыбами, для которых последние никакой

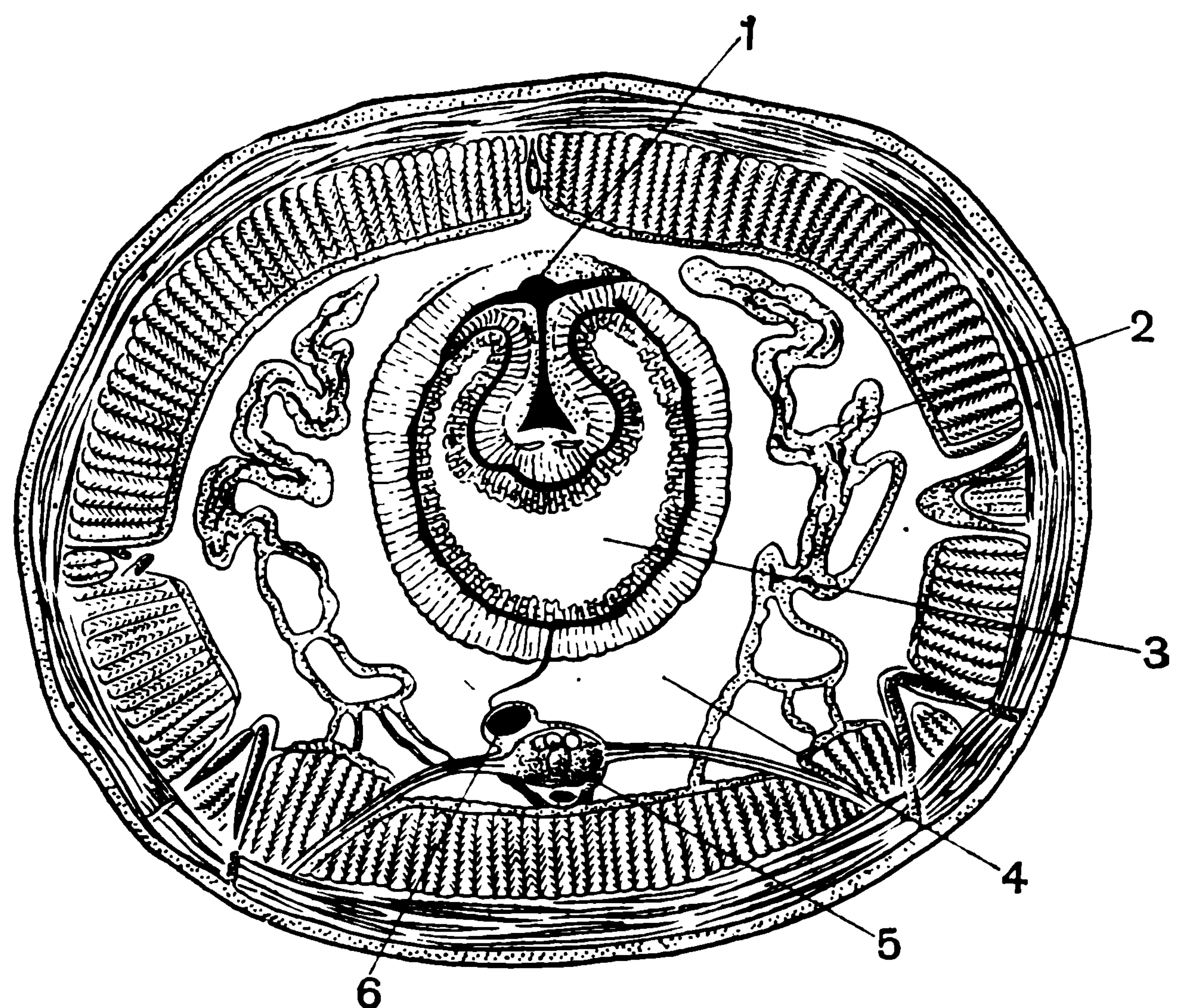


Рис. 329. Поперечный разрез тела дождевого червя:
1 — спинной кровеносный сосуд; 2 — нефридий; 3 — полость кишечника; 4 — полость тела; 5 — брюшная нервная цепочка; 6 — брюшной кровеносный сосуд.

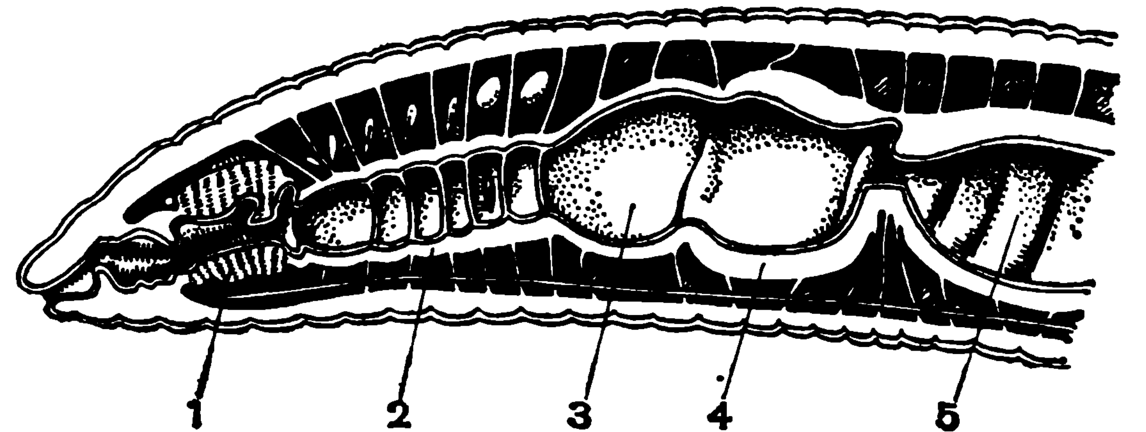


Рис. 330. Продольный разрез передней части дождевого червя:
1 — глотка; 2 — пищевод; 3 — зоб; 4 — мускульный желудок; 5 — средняя кишка.

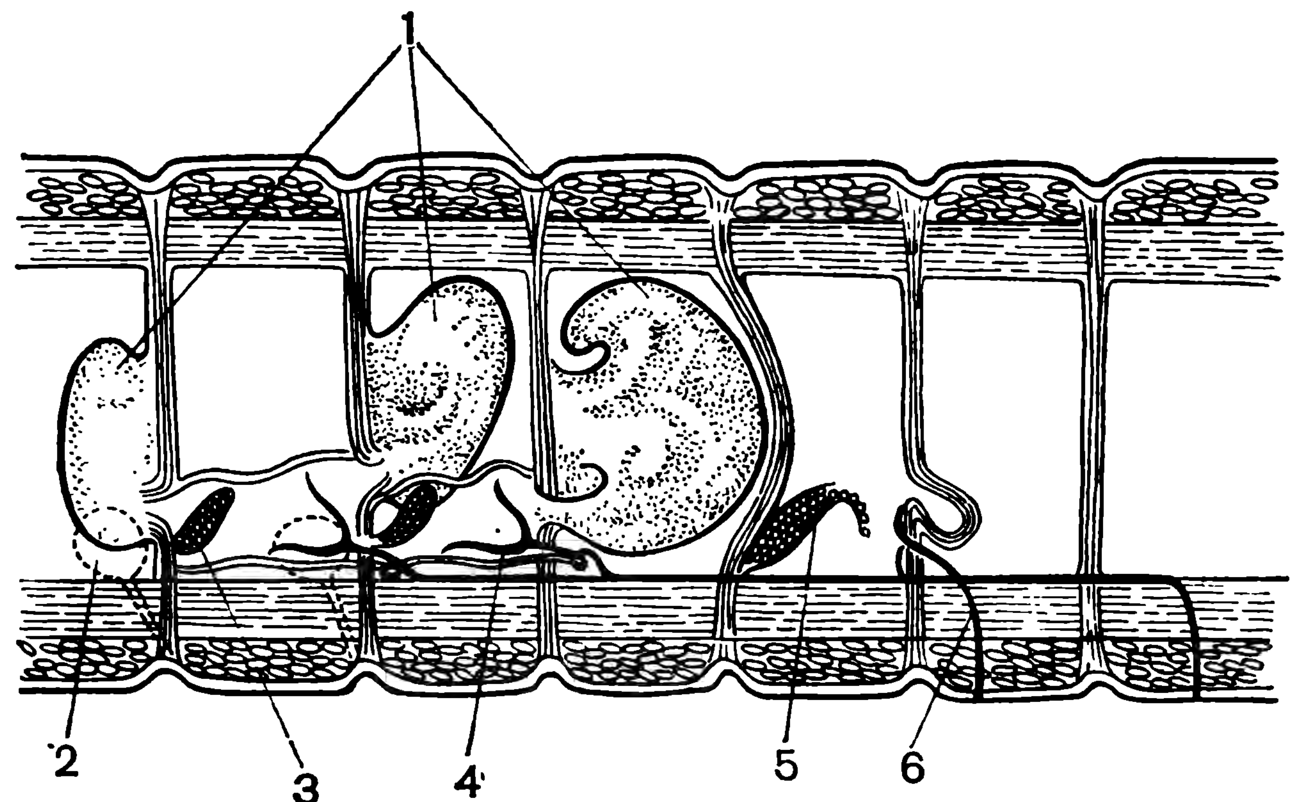
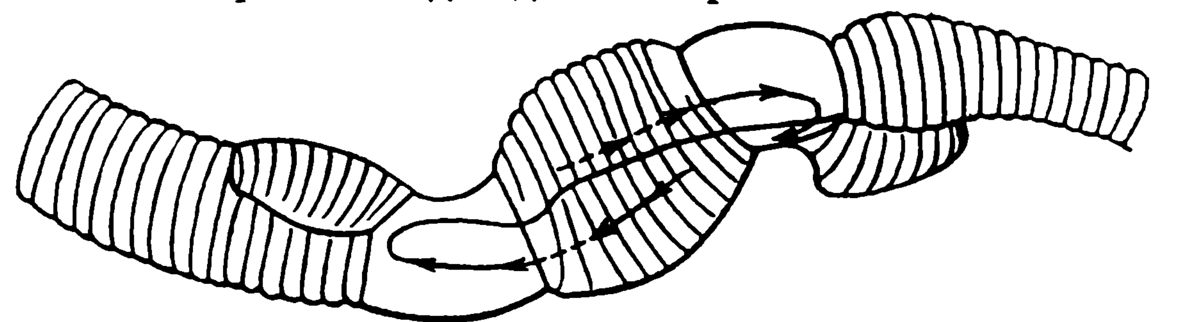


Рис. 331. Схема строения половой системы Lumbricus:
1 — семенные пузырьки; 2 — передний семеприемник; 3 — передний семенник; 4 — задняя воронка семепровода; 5 — яичник; 6 — яйцевод.

Рис. 332. Спаривание дождевых червей.



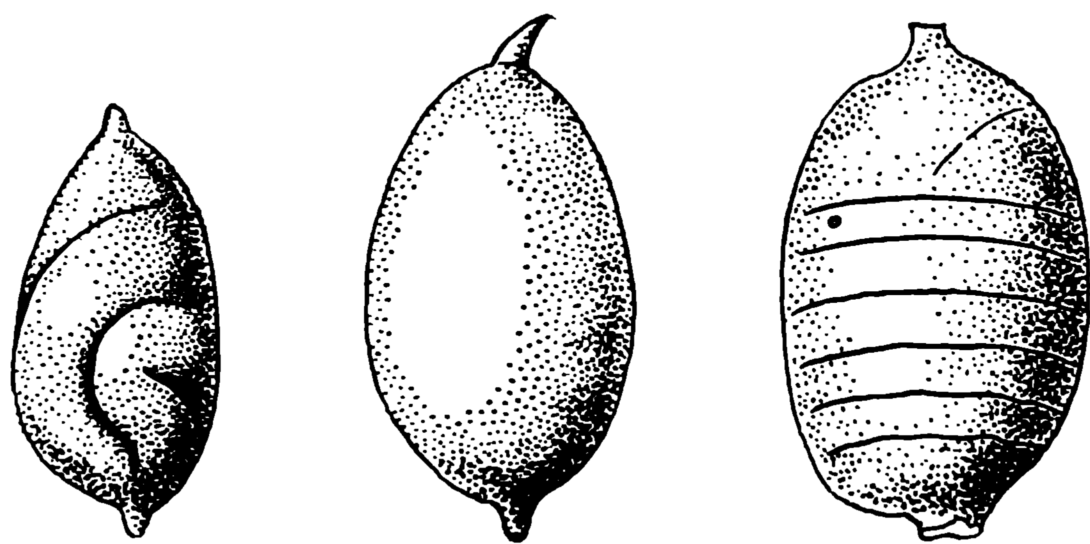


Рис. 333. Коконы олигохет.

опасности не представляют. Половое размножение у эолосом наблюдается редко, обычно они размножаются вегетативно — паратомией (см. выше), причем образуются цепочки из 2—5 особей.

Семейство *наидид*, или *водяных змеек* (Naididae), по сравнению с эолосомами значительно богаче видами, которых насчитывается свыше 100. Все они — водные животные, причем большинство — обитатели пресных водоемов и лишь немногие встречаются в солоноватых водоемах и в прибрежной зоне морей. Хотя среди наидид имеются и очень мелкие, длиной всего в 1—2 мм, большинство из них крупные — 10—20 мм, встречаются и 35—40 мм длиной. Сегментация выражена хорошо, число сегментов у большинства в пределах от 10—15 до 30—40, но есть виды, имеющие до 100 сегментов. По форме тела, внешнему виду, окраске наидиды очень разнообразны. Головная лопасть у большинства округлая или удлиненная, но у некоторых вытянута в длинный щупальцевидный придаток («хоботок»), а у других укорочена и почти совсем не развита. Наидиды — единственное семейство олигохет, у большинства представителей которого имеются глаза. Щетинки, как правило, расположены на каждом сегменте четырьмя пучками (два спинных и два брюшных). Форма щетинок очень разнообразна: в брюшных пучках чаще всего — вильчатая крючковидная, а в спинных — игловидная и волосовидная. Встречаются виды, лишенные волосовидных щетинок, а также и такие, у которых вообще отсутствуют спинные пучки, так что щетинки имеются только на брюшной стороне. У некоторых видов наидид есть жабры, расположенные у одних на заднем конце, а у других вдоль большей части тела по бокам. Для наидид характерны две формы размножения: половое, обычно приуроченное к определенным сезонам, и вегетативное (посредством паратомии), которое преобладает; поэтому чаще встречаются не одиночные черви, а «цепочки», состоящие из 2—5 особей. Наидиды встречаются во всех странах мира; в нашей стране обнаружено около 80 видов.

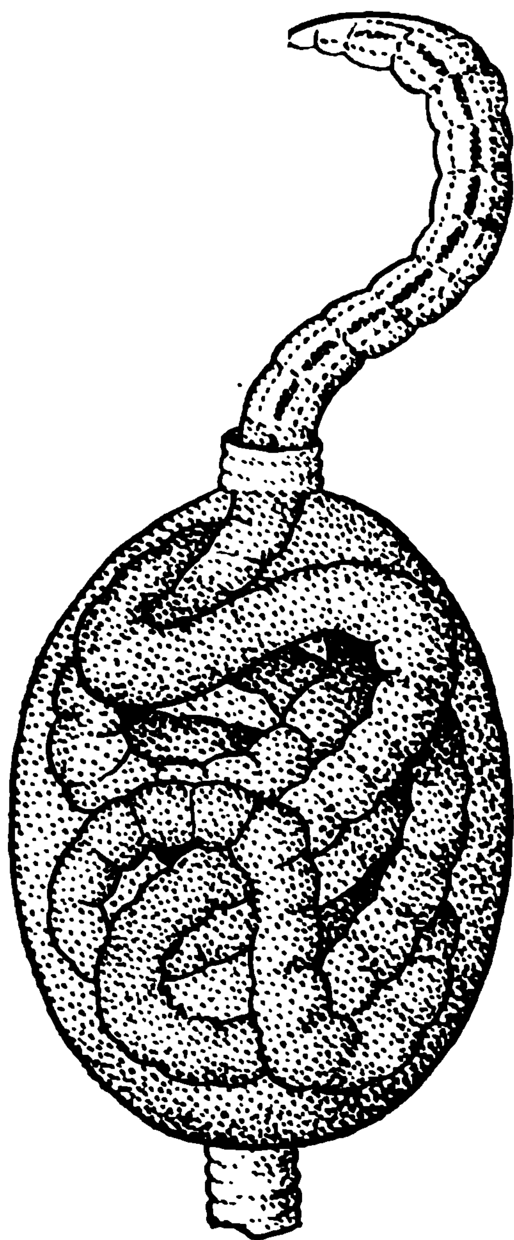


Рис. 334. Вылупление молодого Tubifex из кокона.

Род *щетинкобрюхов* (Chaetogaster) включает несколько имеющих только брюшные щетинки видов, из которых самый крупный — *щетинкобрюх прозрачный* (Chaetogaster diaphanus). Длина его цепочек достигает иногда 25 мм. Это неуклюжий, сравнительно толстый червяк, совершенно прозрачный, бледного розовато-желтого цвета. Он медленно ползает по водным растениям или по поверхности дна в поисках добычи. Как и другие виды этого рода, он хищник: питается крупными простейшими, коловратками, мелкими рачками и другими небольшими животными, которых заглатывает целиком. Головная лопасть у него недоразвита, передний конец выглядит как бы обрубленным и большой рот направлен прямо вперед. Рот ведет в объемистую мускулистую глотку, способную частично выпячиваться наружу, ею и захватывается добыча. Другой вид этого рода — *щетинкобрюх улитковый* (Chaetogaster limnaei, рис. 337, *2*) нередко встречается на раковинах, на поверхности тела и в дыхательной полости различных пресноводных улиток. Иногда, однако, он попадается и на водных растениях. Настоящим паразитом моллюсков он не является, скорее это комменсал. Его пищу составляют различные инфузории, коловратки и т. д., а если моллюск заражен личинками паразитических червей — сосальщиков, то он охотно поедает этих личинок (церкарий), выходящих из тела моллюска. Известны случаи, когда на одном моллюске находили до 1000 щетинкобрюхов.

К числу наиболее обычных в наших водоемах принадлежат многие виды рода *наид* (Nais). Большинство видов этого рода — нежные беловатые прозрачные червячки длиной около 10—15 мм, с торчащими в стороны пучками тонких щетинок и парой темных глаз на округло-удлиненной головной лопасти (рис. 337, *3*). Они оживленно ползают, поочередно вытягивая и сокращая тело, нередко обвиваясь вокруг нитчатых водорослей; многие виды этого рода хорошо плавают. Наиды питаются растительной пищей и мельчайшими частицами разлагающихся остатков других организмов; в их кишечнике постоянно обнаруживают одноклеточные зеленые и диатомовые водоросли, а иногда и некоторых простейших животных. По-видимому, немалую роль в их питании играют и бактерии. В аквариумах многие наиды хорошо живут и энергично размножаются при подкормке дрожжевой взвесью. Есть среди наид виды, встречающиеся преимуще-

ственно в реках (например, N. behningi), есть связанные с холодными ручьями и родниками (N. elingius), большинство же обитает в прибрежной зоне различных стоячих водоемов и рек (N. variabilis, N. pseudoobtusa и др.).

По характерной уплощенной головной лопасти, вытянутой в длинный «хоботок», и довольно длинным и толстым волосовидным щетинкам, торчащим в стороны под прямым углом к туловищу, легко узнать *стилярию* (Stylaria lacustris, рис. 337, *1*). Она несколько крупнее наид (до 20 мм длиной) и имеет хорошо развитые глаза. Передний конец ее прозрачного тела обычно окрашен в желтоватый цвет. Стилярия часто встречается среди прибрежных зарослей озер и рек, она хорошо плавает и иногда попадается в планктоне. Очень своеобразна небольшая наида Ripistes parasita, несущая на 6—8-м сегментах три пары густых пучков очень длинных волосовидных щетинок (рис. 337, *4*). Ее видовое название может ввести в заблуждение: она вовсе не паразит, а свое название получила случайно, потому что впервые была найдена в колонии мшанок. Ее головная лопасть, снабженная глазами, вытянута в короткий «хоботок», а передняя часть тела имеет обычно коричневато-желтую окраску. Во второй половине лета в некоторых озерах, особенно торфяных, этот червь встречается иногда массами. Ripister parasita строит на стеблях тростника, камыша и т. п. небольшие трубочки из слизи и частиц ила, внутри которых и живет, высунув наружу только передний конец тела с пучками длинных щетинок.

Как упоминалось, у большинства олигохет дыхание кожное, но у некоторых имеются специальные органы дыхания — ж а б р ы. Среди семейства наидид жабрами обладают виды широко распространенных родов Dero и Aulophorus (рис. 337, *5*), а также сравнительно редкий Branchiodrilus hortensis, обнаруженный в СССР только в бассейне реки Амур и в озере Ханка (рис. 337,*6*). Dero и Aulophorus — обитатели дна водоемов. Передним концом они зарываются в ил, которым питаются, а задний выставляют над поверхностью дна. Хвостовой конец у них расширен в виде диска, на котором сидят парные листовидные жабры. Они покрыты ресничками, благодаря работе которых свежая вода все время омывает жабры. Виды родов Dero и Aulophorus имеют красноватую окраску, зависящую от наличия в их крови гемоглобина, что, в свою очередь, связано с необходимостью лучше использовать кислород, которого в придонных слоях воды очень мало. Глаз эти донные виды не имеют. Некоторые из них хорошо плавают.

Некоторые мелкие наидиды, особенно виды рода *пристин* (Pristina), лишены глаз (рис. 337, *7*). Нередко в большом количестве они размножаются в аквариумах с рыбами; опасности для рыб они

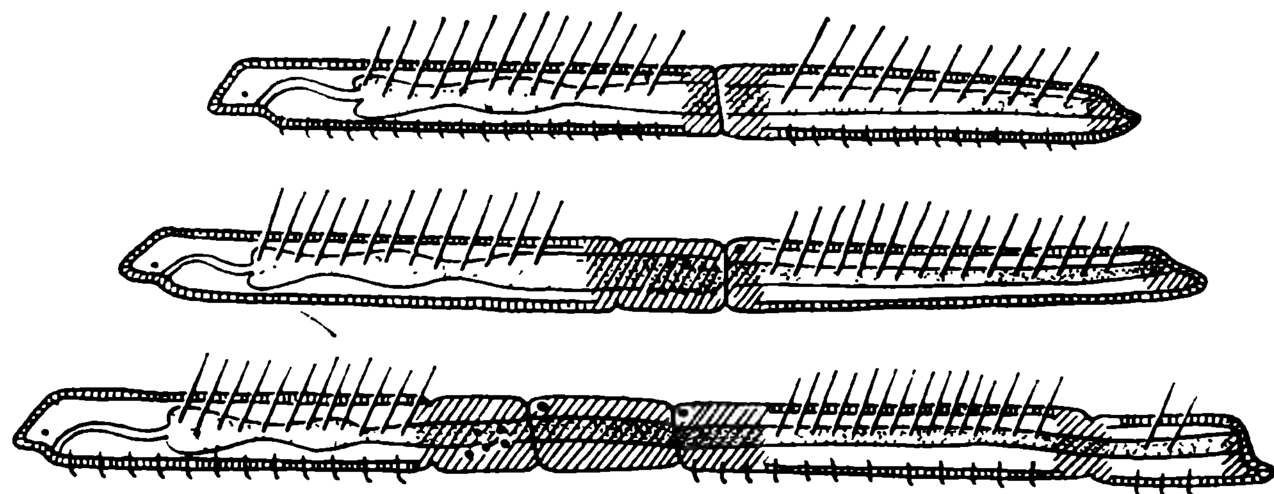
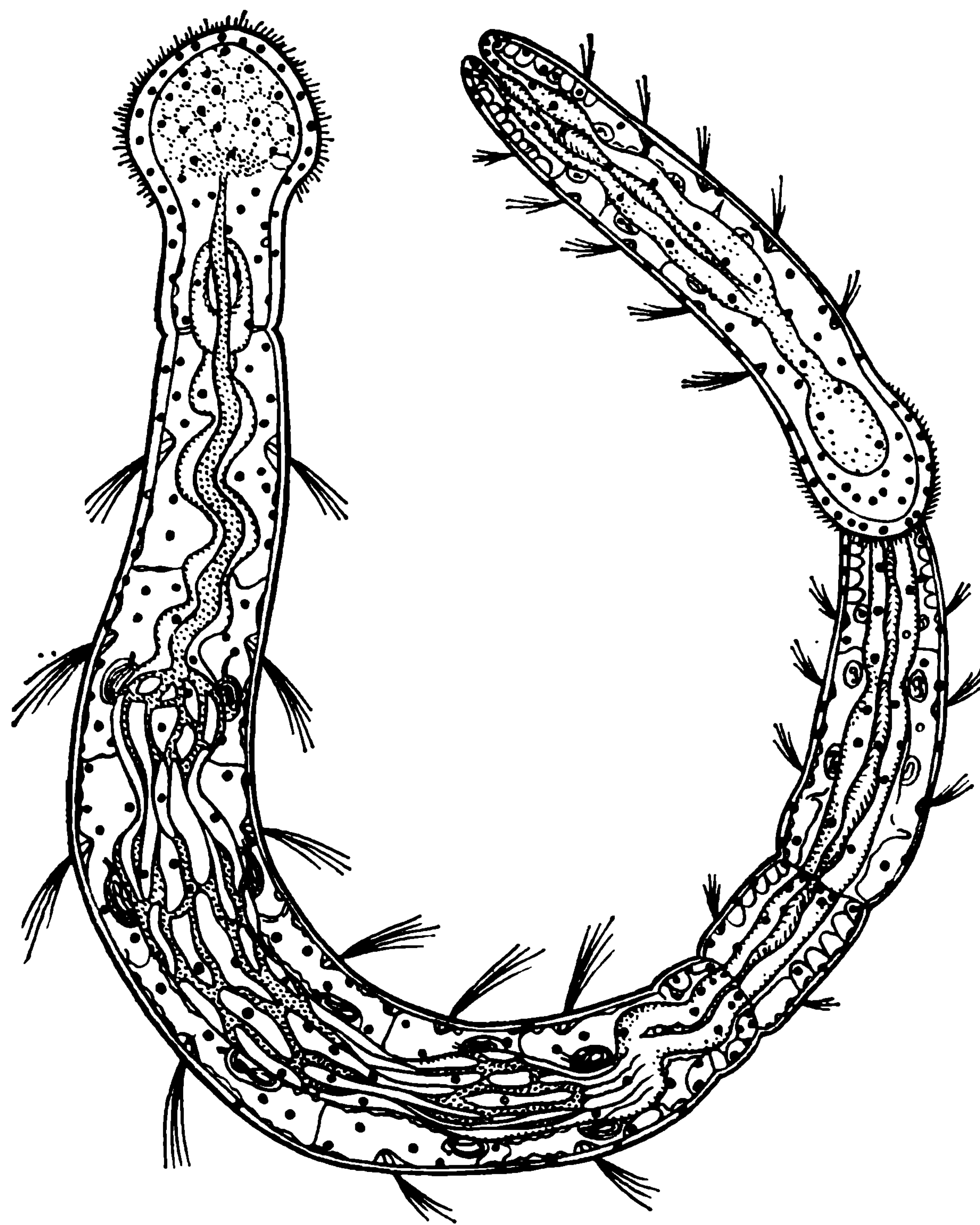


Рис. 335. Бесполое размножение (паратомия) у Nais.

не представляют. У всех пристин щетинки начинаются со второго сегмента; у некоторых головная лопасть вытянута в небольшой хоботок. Питаясь иловыми частицами, бактериями, одноклеточными водорослями, они являются хорошими санитарами, а кроме того, ими самими могут питаться мальки рыб.

Семейство *трубочники*, или *тубифициды* (Tubificidae), насчитывает более 300 видов олигохет, которые обитают в пресных водоемах и морях. Морские виды составляют около половины всех известных тубифицид и относятся преимущественно к подсемейству Phallodrilinae. Интересны обнаруженные у Бермудских островов и вблизи Австралии представители рода Phallodrilus, которые обитают на дне среди больших скоплений гниющих водорослей. Под кутикулой у этих олигохет

Рис. 336. Aeolosoma hemprichi.



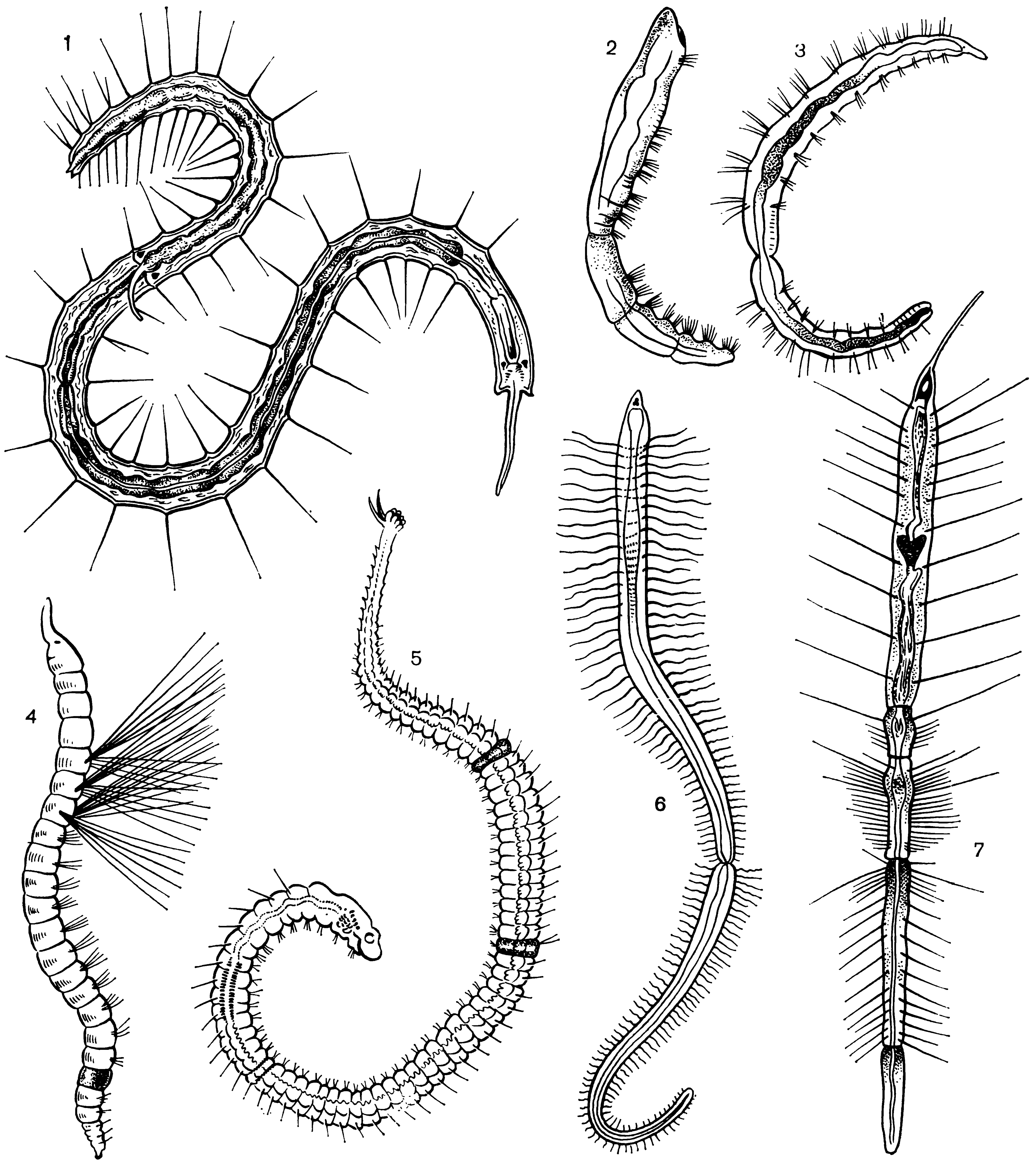


Рис. 337. Представители семейства Naididae:

1 — Stylaria lacustris; *2* — Chaetogaster limnaei; *3* — Nais pseudobtusa; *4* — Ripistes parasita; 5 — Aulophorus; 6 — Branchiodrilus; *7* — Pristina ongiseta.

поселяются бактерии, способные усваивать сероводород, выделяющийся при гниении. За счет продуктов жизнедеятельности таких симбиотических бактерий и существуют лишенные кишечника виды рода Phallodrilus. В СССР отмечено около 100 видов тубифицид. Тонкое нитевидное тело трубочников достигает у некоторых из них 180 мм, но большинство видов имеет длину 30—60 мм, у самых мелких длина тела всего 5—10 мм. Оно состоит из большого количества сегментов, обычно 60—100, у некоторых — свыше 200. Щетинки расположены четырьмя пучками на каждом сегменте, причем в брюшных пучках имеются только простые, крючковидные или вильчатые, а в спинных у многих видов еще и волосовидные.

Трубочники — типичные донные животные, особенно многочисленные на илистых грунтах (рис. 338). Нередко они образуют на дне массовые скопления, выглядящие красноватыми «подушками». Некоторые виды выдерживают очень сильное загрязнение и могут жить при минимальном содержании растворенного в воде кислорода, переносят в течение многих суток даже полное его отсутствие. Все трубочники имеют красную или розоватую окраску, обусловленную наличием в их крови гемоглобина. Именно наличие гемоглобина, а также способность производить особые дыхательные движения, вызывающие приток к их телу свежей воды, и позволили им заселить дно илистых водоемов. Передним концом трубочники обычно погружены в ил, а задний выставляют над поверхностью дна, производя им колебательные (дыхательные) движения (рис. 339). В коже заднего конца тела особенно густо разветвлены кровеносные сосуды, поэтому хвост червя в известном смысле — орган дыхания. Чем меньше в воде кислорода, тем больше высовываются черви из ила и тем энергичнее они производят дыхательные движения. Наоборот, при высоком содержании кислорода черви погружаются в ил. Вокруг высовывающейся из грунта части тела многие виды трубочников образуют из склеенных слизью иловых частиц короткую гибкую трубку — отсюда и их название. Потревоженные трубочники мгновенно скрываются в иле.

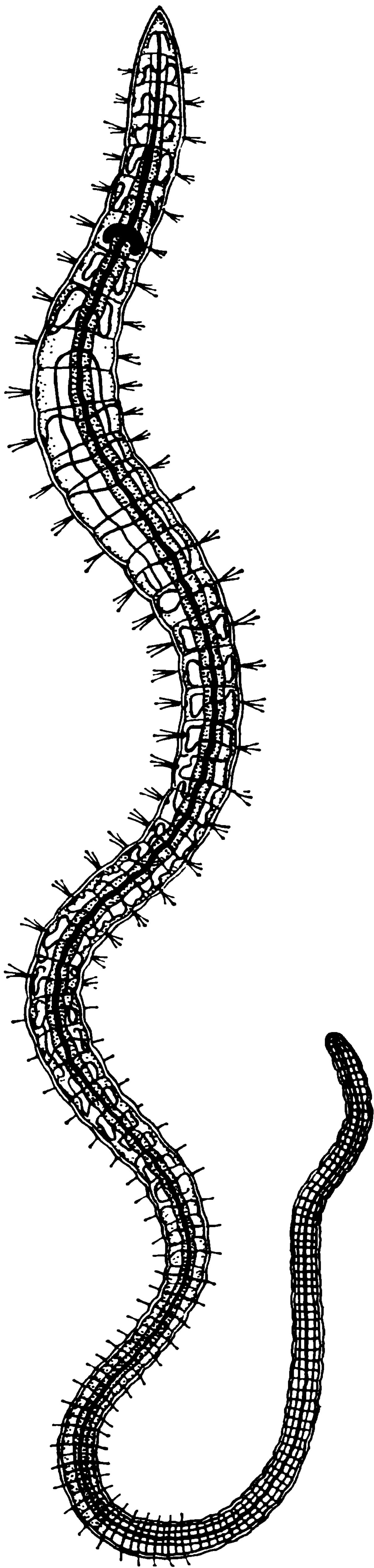


Рис. 338. Трубочник (Tubifex).

Трубочники — грунтоеды. Погружаясь передним концом в грунт дна водоема на глубину до 50—100 мм, они заглатывают ил с песком, количество которого во много раз превышает массу их собственного тела. При этом происходит минерализация пропускаемого через кишечник грунта, так как входящие в его состав органические вещества частично используются червями для питания. Чем беднее грунт органическим веществом, тем больше его приходится заглатывать и пропускать через кишечник. Тубифициды хорошо переносят загрязнение водоемов даже такими органическими интоксикантами, как нефтепродукты и инсектициды. В сильно загрязняемых водоемах, например в реках и прудах в черте городов, количество трубочников может достигать более 100 тыс. на 1 м² дна. Хотя в таком количестве трубочники встречаются в сильно загрязненных, богатых органическими веществами местах, их достаточно и на дне более или менее чистых рек, озер и водохранилищ (сотни и тысячи на 1 м²). Это значит, что они играют немалую роль в питании рыб. Трубочники — хороший корм и для аквариумных рыб. В настоящее время рассматривается возможность использования тубифицид в качестве корма в рыбоводстве. Специальные установки для разведения этих олигохет могут быть включены в сооружения для очистки коммунальных (городских) и животноводческих стоков.

Размножение у трубочников половое, но возможен и партеногенез. Черви откладывают коконы, содержащие по нескольку яиц каждый. Мы не приводим здесь описания различных видов, укажем только, что наиболее часто встречаются виды рода Tubifex, имеющие в спинных пучках волосовидные и крючковидные или веерные щетинки. Самый обычный из них и особенно стойкий к загрязнению — *трубочник обыкновенный* (Tubifex tubifex).

Виды рода Limnodrilus лишены волосовидных щетинок; из них чаще других, нередко вместе с T. tubifex, встречается *лимнодрил Гоффмейстера* (Limnodrilus hoffmeisteri), у которого все щетинки, и спинные и брюшные, имеют по два загнутых одинаковых зубца на конце. Назовем самого крупного из наших лимнодрилов — *невского* (L. newaensis).

ПОДПИСИ ПОД ЦВЕТНЫМИ ТАБЛИЦАМИ 55—62

Таблица 55. Свободноживущие полихеты (Polychaeta) Белого моря:

1 — нереис (Nereis pelagica);
2 — филлодоца (Phyllodoce sp.) в раковине мидии;
3 — чешуйник (Harmothoe imbricata);
4 — силлида (Pterosyllis finmarchica);
5 — афродита, или морская мышь (Aphrodite aculeata).

Таблица 56. Полихеты Северного Ледовитого океана:

1 — несколько видов полихет, обитающих в районе Земли Франца-Иосифа;
2 — нерестящаяся силлида (Autholytus) в толще воды;
3 — гигантский чешуйник Eunoe nodosa, пожирающий своего родственника Lagisca rarispina.

Таблица 57. Сидячие полихеты:

1 — Amphitrita cirrata;
2 — большое скопление трубок полихет Serpula vermicularis;
3 — серпулиды в мощных известковых трубках. Видны красного цвета жабры.

Таблица 58. Органы дыхания сидячих полихет:

1 — полихета Potamilla reniformis с выпущенными перистыми жабрами;
2 — красные перистые жабры сабеллиды;
3 — желтые жабры сабеллиды.

Таблица 59. Симбиотические отношения полихет с различными животными:

1 — полихета Arctonoe vittata в мантии брюхоногого моллюска Acmaea pallida;
2 — полихеты, замурованные в губках;
3 — полихеты Spirobranchus giganthea в колонии коралла. Хорошо видны выпущенные яркие жабры.

Таблица 60. Трохофорные личинки полихет:

1 — Harmothoe imbricata;
2 — Anaitides citrina;
3 — Nereis virens;
4 — Nephthys ciliata;
5 — Disoma;
6 — Polydora ciliata;
7 — Chaetopteridae;
8 — Magelona papillicornis;
9 — Capitella capitata;
10 — Arenicola marina;
11 — Pectinaria koreni;
12 — Spirorbis spirorbis.

Таблица 61. Пиявки (Hirudinea):

1 — пиявка, выползшая на берег для откладки яиц;
2 — коконы медицинской пиявки: *слева* — целый, *в центре* — в продольном разрезе, *справа* — в поперечном разрезе;
3 — рыбья пиявка (Piscicola geometra);
4 — пиявка гелобделла (Helobdella stagnalis, увеличена);
5 — медицинская пиявка (Hirudo medicinalis, вид снизу и сверху);
6 — улитковая пиявка (Glossiphonia complanata);
7 — конская пиявка (Limnatis nilotica, вид снизу и сверху);
8 — ложноконская пиявка (Haemopis sanguisuga, вид снизу и сверху).

Таблица 62. Мшанки и плеченогие:

1 — мшанки (Bryozoa);
2 — плеченогие (Brachiopoda).

Т а б л и ц а 55. Свободноживущие полихеты Белого моря

1



2



3



4



5



Таблица 56. Полихеты Северного Ледовитого океана

1 

2 

3 





1

2

3



Таблица 58. Органы дыхания сидячих полихет



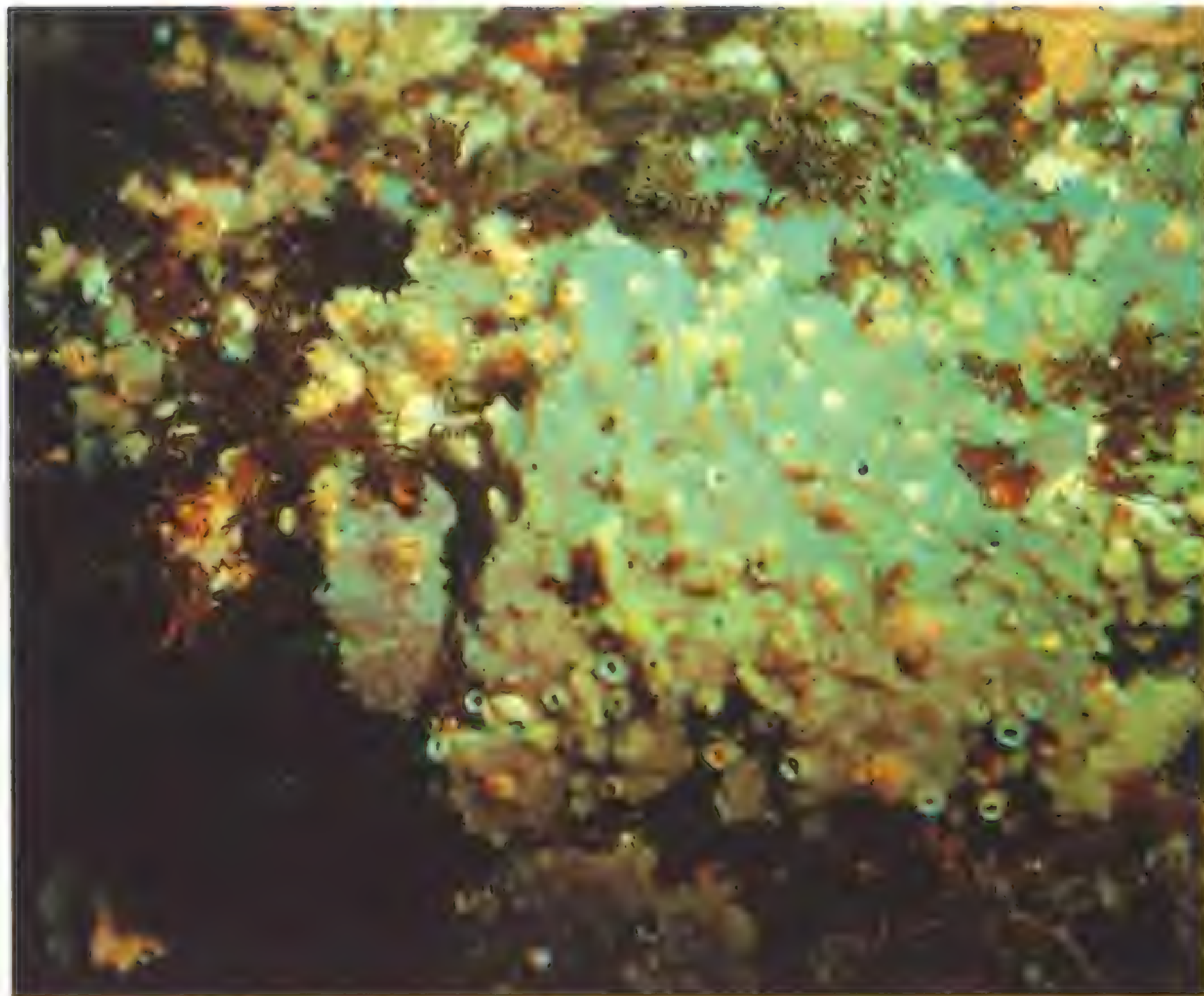


1
3
2



Таблица 59. Симбиотические отношения полихет с различными животными







1
2
3

Таблица 60. Трохофорные личинки полихет




1
2
3
4
5
6
7
8

1



2



Он широко распространен в реках, водохранилищах и некоторых озерах европейской части СССР. Это довольно толстый (до 2 мм) червь длиной до 90 мм, обычно темной серовато-красной окраски.

В прибрежной полосе морей, в частности Белого и Баренцевого, при солености до 20‰, обитает не встречающийся в пресных водоемах Clitellio arenarius, лишенный волосовидных щетинок, как и лимнодрил.

Есть среди трубочников и обладающие наружными жабрами. Это — *бранхиура* (Branchiura sowerbyi, рис. 340). На территории нашей страны обнаружен в бассейне реки Амур и в Закавказье. Интересно, что этот вид много раз находили в тепловодных бассейнах ботанических садов, в которых выращивают знаменитую викторию (Victoria regia). Обитает он и в бассейне оранжереи ботанического сада Московского университета.

Семейство *энхитреид* (Enchytraeidae) содержит как водных, так и почвенных червей, причем последних больше. Количество видов этого семейства достигает более 400. Энхитреиды — небольшие или мелкие малопрозрачные черви, в большинстве случаев беловатые, реже желтоватые или розоватые. Длина их 2—3 мм, иногда 40—45 мм, большинство видов достигают 10—25 мм. Сегментация выражена хорошо, число сегментов, как правило, 25—50, у некоторых больше — до 70—80. Щетинки расположены четырьмя пучками на каждом сегменте начиная со второго; все щетинки игловидные или палочковидные, с простым, не вильчатым(за одним исключением) кончиком. Размножение у большинства только половое; у некоторых видов наблюдается своеобразная форма бесполого размножения — архитомия, при которой червь распадается на две или большее число частей, восстанавливающих затем недостающие головные или хвостовые отделы. При благоприятных условиях некоторые виды почвенных и литоральных энхитреид размножаются в огромном количестве, до десятков тысяч на 1 м² (в очень богатых перегноем почвах даже до 150—200 тыс.), и играют очень существенную роль в разложении органических остатков и почвообразовании. Благодаря тому что их легко разводить в ящиках или другой таре с землей, некоторые виды, главным образом *белый энхитрей* (Enchytraeus albidus), стали использовать как хороший корм для рыб, причем не только аквариумных, но и промысловых (на рыбоводных заводах). Поскольку этих энхитреид аквариумисты часто разводили в цветочных горшках, они получили название *горшечных червей*. На морских побережьях, в частности на Белом море, под выброшенными волнами гниющими водорослями некоторые энхитреиды, особенно Enchytraeus albidus и Lumbricillus lineatus, образуют огромные скопления. Среди энхитреид есть и чисто морские виды.

Распространены энхитреиды очень широко, преимущественно в северном полушарии, в умеренной и субарктической зонах; на север они проникают дальше других олигохет и, в частности, обнаружены на Шпицбергене, Новой Земле, Новосибирских островах и в Гренландии. Встречаются и высоко в горах, до высоты 3—4 км над уровнем моря. Известно, что некоторые виды этого семейства выдерживают продолжительное воздействие температуры ниже нуля. Так, ученые наблюдали их оживание при оттаивании мерзлого грунта, в который они вмерзли. Американский зоолог М у р наблюдал один из видов этих червей (Mesenchytraeus solifugus) на снегах горных ледников Аляски. В начале лета, когда снег был плотным, они вяло ползали по его поверхности вечером и ночью, но в середине дня, когда солнце светило ярко, они зарывались вглубь. Позже, когда снег стал подтаивать и пропитался водой, они были более активны, и нередко их можно было наблюдать в образовавшихся на поверхности лужицах. Интересно, что многие виды энхитреид, живущие постоянно на снегах, имеют, как и втречающиеся там же мелкие насекомые, черную или темную красно-коричневую окраску. Возможно, это имеет значение для поглощения тепловых лучей и как защита от ультрафиолетового излучения. Пищей им могут служить одноклеточные красные водоросли, часто в несметном количестве размножающиеся на горных снегах, а также, возможно, пыльца хвойных.

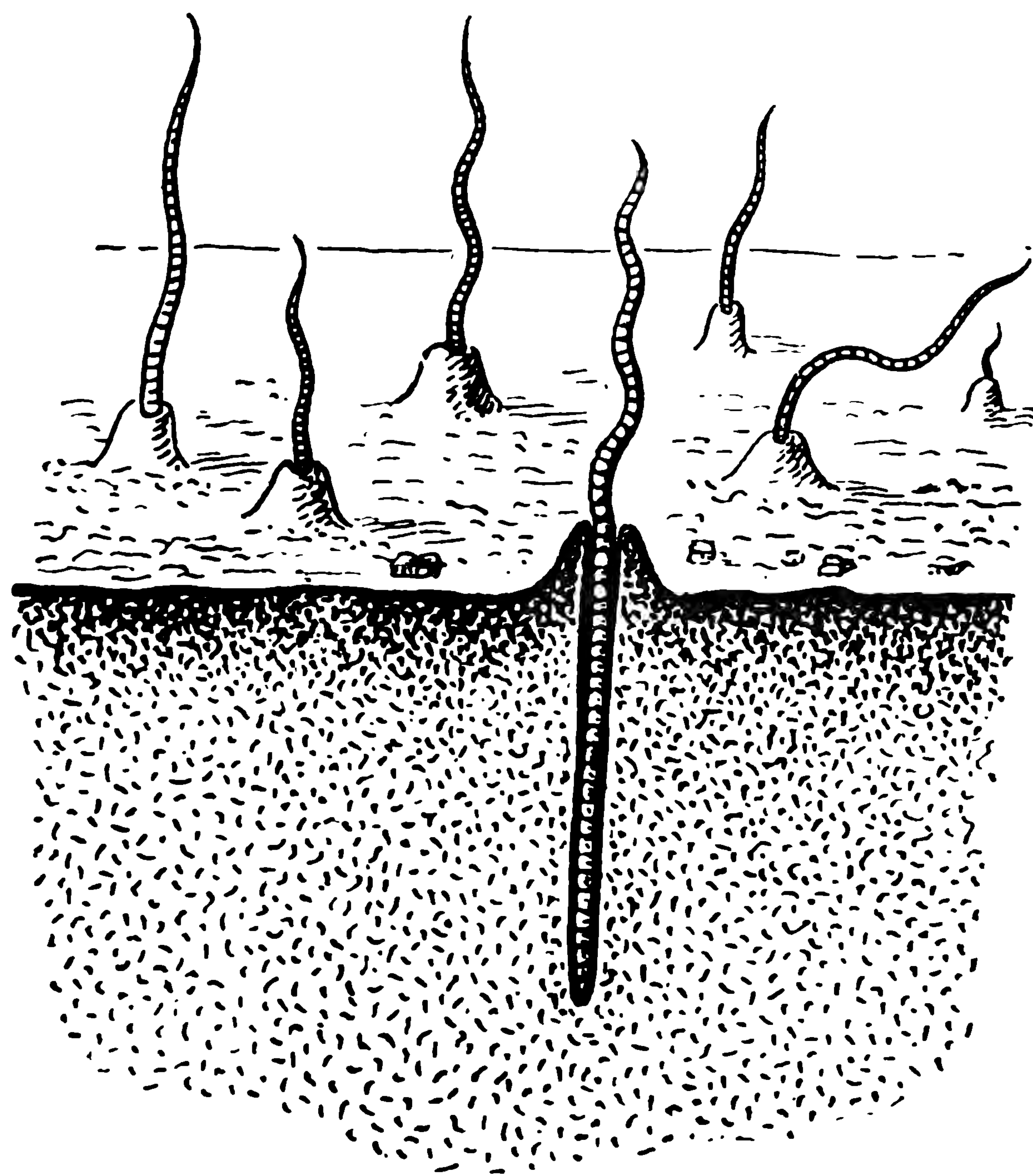


Рис. 339. Трубочники, зарывшиеся в грунт, совершают дыхательные движения.

Семейство *гаплотаксид* (Haplotaxidae) включает всего около 20 видов водных олигохет. Из этого

небольшого семейства упомянем один широко распространенный вид — Haplotaxis gordioides. Это очень длинный (до 300 мм) и тонкий червь, тело которого состоит из 200—480 сегментов; каждый сегмент несет всего по четыре или даже только по две (брюшные) довольно крупные щетинки. Встречается этот червь нечасто и преимущественно в водоемах с холодной водой: колодцах, источниках, ручьях, реках (в больших озерах отмечен до глубины 300 м). Иногда попадается не в воде, а в глинистом грунте, по берегам ручьев и других водоемов. Чаще его находят в весенние месяцы. Есть сведения, что, попав в аквариум, эти черви могут повреждать корни растений, например валлиснерии. В СССР Haplotaxis gordioides обнаружен в озере Байкал, где обитает и другой представитель этого рода — Haplotaxis ascaridoides (нигде, кроме Байкала, не найден), в Телецком озере на Алтае (кроме него здесь живет другой представитель этого семейства — Pelodrilus ignatovi), а также в озерах Камчатки, реках и озерах Кавказа, Средней Азии.

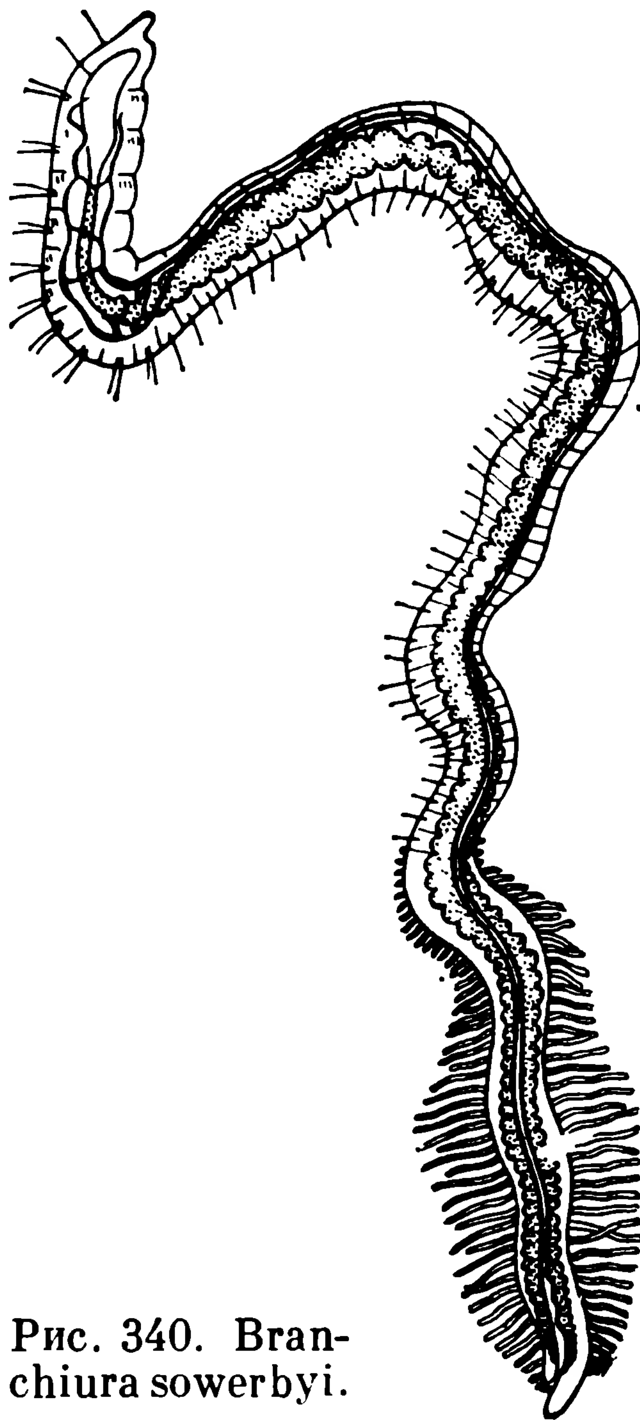


Рис. 340. Branchiura sowerbyi.

Семейство *люмбрикулид* (Lumbriculidae) включает около 100 видов. Они имеют только крючковидные щетинки, одно- или двузубчатые, по четыре на каждом сегменте начиная со второго. Головная лопасть у большинства округленная, у некоторых вытянута в небольшой хоботок. Окраска обычно красноватая или серовато-красная, иногда с фиолетовым оттенком, иногда (преимущественно на переднем конце) с зеленоватой или черноватой пигментацией. Тело нередко полупрозрачное, его поверхность у некоторых видов при сильном освещении отливает радужными тонами — иризирует. Люмбрикулиды — обитатели пресных вод. Большинство из них имеет средние размеры от 20—30 мм до 80—100 мм при толщине 1—2 мм, но наиболее крупные виды достигают длины свыше 180 мм и толщины до 4,5 мм. Число сегментов у большинства видов около 80—150, но у некоторых больше 200.

Самый обычный представитель семейства — Lumbriculus variegatus очень широко распространен и встречается почти во всех водоемах. Особенно часто он попадается в лужах, канавах. Его длина 40—90 мм, окраска темная, красноватая. Легче всего узнать *люмбрикулюса* по характерным движениям: потревоженный, он начинает быстро и резко извиваться и уплывает в сторону. Особенно наглядно эта реакция выражена в скоплениях червей: клубок, если его потревожить, буквально взрывается, и все черви бросаются в разные стороны. Однако долго люмбрикулюсы плыть не могут и вскоре снова опускаются на дно. Этот вид почти утратил способность к половому размножению, зато приобрел способность очень быстро размножаться бесполым путем (архитомией), распадаясь на отдельные фрагменты.

Другой широко распространенный, но более редкий вид этого семейства — Rhynchalmis limosella значительно крупнее: длиной 80—150 мм, толщиной 2—3 мм. Встречается преимущественно в холодных или сильно затененных водоемах, обладает «хоботком».

Оба вида стали объектами многих специальных исследований по изучению закономерностей процесса регенерации. Самой, может быть, замечательной особенностью этого семейства является то, что больше половины всех его видов эндемичны, т. е. водятся только в озере Байкал и нигде больше на земном шаре не встречаются. Люмбрикулиды заселяют Байкал от прибрежной полосы до глубины свыше 1 км, причем каждой зоне свойственны свои виды. Представители этого семейства очень разнообразны и по размерам, и по внешнему виду, некоторые обладают характерной окраской и сильно иризируют. Это обстоятельство, т. е. наличие в Байкале большого количества эндемичных видов люмбрикулид и их своеобразие, говорит о большой древности Байкала именно как пресноводного озера.

Рачьи пиявки (Branchiobdellidae) — небольшое и очень своеобразное семейство, включающее примерно 30 видов, распространенных в Европе, Азии, Северной и Южной Америке. Паразитируют они на жабрах и поверхности тела различных видов пресноводных раков. Паразитический образ жизни наложил на их внешний вид и всю организацию такой отпечаток, что многие зоологи причисляли их раньше к классу пиявок. Однако, несмотря на полную утрату щетинок, это все же настоящие олигохеты, притом по организации стоящие ближе всего к семейству люмбрикулид. Тело рачьих пиявок, не превышающее 12 мм в длину, относительно толстое и поделено на два главных отдела: несегментированный головной, образовавшийся слиянием четырех первых сегментов, и туловищный, состоящий из 11 сегментов, имеющих обычно вторичную кольчатость. На заднем конце тела находится сильная мускулистая присоска. В ротовой полости имеются две твердые роговые челюсти (верхняя и нижняя), у большинства видов снабженные зубчиками. У некоторых видов на переднем конце развиты особые выросты. В моло-

дом возрасте рачьи пиявки питаются водорослями и детритом, следовательно, не вредят своему хозяину, на котором сидят, но выросши, начинают питаться кровью рака, т. е. становятся настоящими паразитами.

Настоящие дождевые черви, или *люмбрициды* (Lumbricidae), в сырую погоду, особенно после дождей (отсюда и название) в большом количестве появляются на поверхности, ползают по садовым дорожкам, лежат на дне лужиц. Не следует думать, что название «дождевые черви» обозначает одно определенное семейство,— оно применяется ко всем более или менее крупным представителям класса олигохет, обитающим в почве. На первый взгляд они действительно до некоторой степени сходны между собой: зоологи различают их главным образом по особенностям строения органов размножения, по расположению щетинок и др. В учебниках зоологии как пример класса олигохет приводится обыкновенный дождевой червь — Lumbricus terrestris. Этот вид принадлежит к наиболее полно изученному семейству настоящих дождевых червей, которое включает около 300 видов. Самые мелкие из них имеют всего 2—3 см в длину и около 1 мм в толщину, самые крупные достигают 0,5 м длины при толщине до 1,5—2,0 см. Размножение у них только половое.

Один из наиболее обычных в средней полосе европейской части СССР видов дождевых червей — уже упоминавшийся Lumbricus terrestris — отличается крупными размерами (длина до 30 см, толщина до 1 см), имеет уплощенный и расширенный хвостовой конец и интенсивную темно-красную с фиолетовым оттенком окраску спинной стороны в передней трети тела, остальная часть лишена пигментации и имеет грязно-розовый цвет. Только вдоль середины спины тянется узкая темно-красная полоса. Этого червя иногда называют *большой красный выползок*. На солнце его передний конец отливает радужными тонами (иризирует), что связано с особенностями строения кутикулы. Щетинки у него расположены на сегментах четырьмя парами, а поясок простирается с 32-го по 37-й сегмент.

Lumbricus terrestris распространен по всей Европе, от атлантического побережья до Урала, известен и в Северной Америке. В земле роет глубокие ходы (норы), уходящие от поверхности на 2 м и больше. В теплую и сырую погоду по ночам эти черви вылезают из норок, но не совсем, а цепляясь хвостом за отверстие, так что в случае опасности могут быстро скрыться. Вытягиваясь, они обшаривают окружающее пространство, захватывают ртом опавшие листья, полусгнившие травинки и другую растительность, затаскивая их в свои норки. Черви заглатывают и землю. Органические вещества почвы, перегной используются в качестве пищи, песчинки способствуют измельчению и перетиранию проглоченных кусочков листьев. Когда червь зарывается в землю с поверхности или когда роет новый ход в толще почвы, он действует передним концом как клином, попеременно то сужая и вытягивая его, то вздувая и сокращая, таким образом расталкивая частицы почвы в стороны (рис. 341). Большую роль при этом играют щетинки, цепляющиеся за стенки хода и не дающие возможности телу червя соскальзывать назад при его сокращении. По поверхности земли, не имея опоры со всех сторон, черви передвигаются сравнительно медленно, а внутри своих ходов довольно быстро. Если перевернуть камень или другой предмет, под которым скопились черви, и попытаться схватить их, они почти мгновенно скрываются в норки.

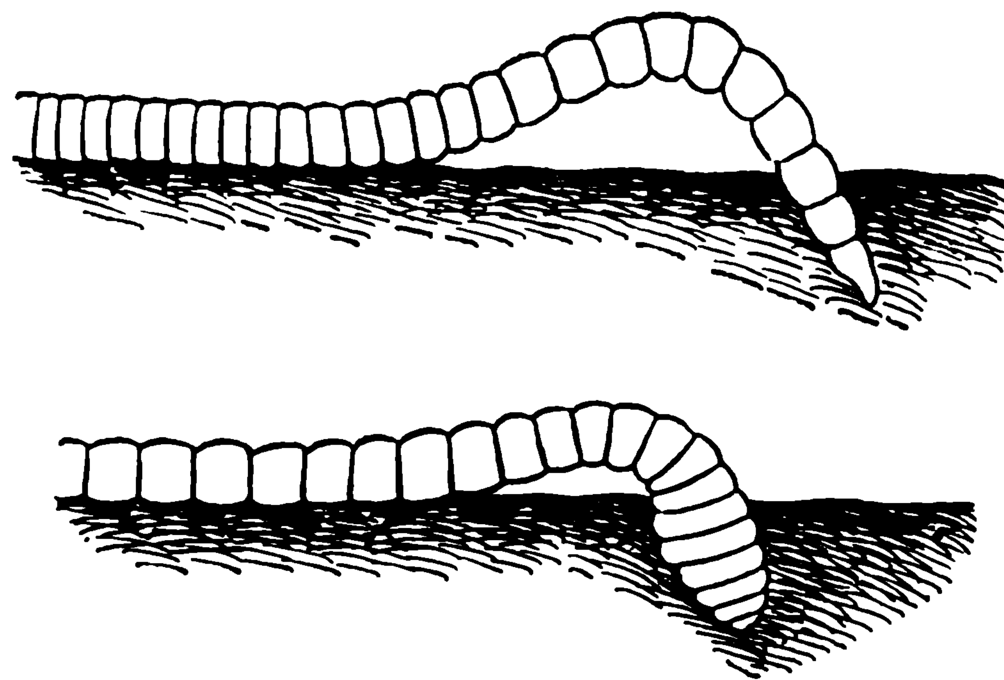


Рис. 341. Дождевой червь, зарывающийся в землю.

Переработанную, прошедшую через кишечник землю черви выбрасывают на поверхность над отверстиями ходов в виде характерных кучек — к о п р о л и т о в. Появление таких кучек на оголенной земле весной свидетельствует о начале деятельности червей. Зимуют эти черви в нижней части своих ходов, ниже глубины промерзания почвы. При ее высыхании во время летней засухи они спускаются в глубокие горизонты. Продолжительность жизни вида точно не известна, однако по некоторым наблюдениям — не меньше 5—6 лет.

К роду Lumbricus принадлежат десять видов. Самый обычный на территории нашей страны — *малый красный червь*, или *малый выползок* (Lumbricus rubellus). Он примерно вдвое короче и тоньше предыдущего, но окрашен ярче, вишнево-красного цвета. Задний конец его тела тоже уплощен и расширен, а поясок у него обычно расположен с 27-го по 32-й сегмент. Глубоких ходов, как большой выползок, он не делает, обычно держится в самом поверхностном слое почвы или в лесной подстилке среди гниющих листьев.

Самый распространенный и часто встречающийся в средней полосе нашей страны — вид Nicodrilus caliginosus, называемый иногда *пашенным червем*, так как на пашнях и полях попадается чаще других; найти его можно также и в лесах, на огородах и побережьях водоемов. Это средних размеров (длиной до 15—16 см) сероватый червь, со-

вершенно лишенный пурпурной пигментации, с пояском, расположенным обычно на сегментах с 27-го по 34-й. Задний конец тела не уплощен. Как и у других видов этого рода, щетинки на каждом сегменте сближены попарно. В отличие от выползков, он держится обычно в толще почвы на глубине 5—16 см, где и питается главным образом почвенным перегноем. На поверхность его могут выгнать только сильные дожди. При благоприятных условиях размножается в огромном количестве: с площади в 1 м² удается иногда выкопать до 400—500 экземпляров. Во время летней засухи уходит на глубину 40—60 см, свертывается там клубком, иногда буквально завязываясь узлом, выделяет слизь и с ее помощью строит вокруг себя из почвенных частиц довольно прочную защитную капсулу, впадая затем в неактивное состояние. Такая диапауза может продолжаться больше 2 месяцев. Благодаря этой особенности Nicodrilus caliginosus более устойчив к засухе, чем выползки, и может заселять сухие, открытые места.

Один из самых крупных червей, встречающихся на территории нашей страны,— *алтайская гигантская ейзения* (Eisenia magnifica), носящая у местных жителей названия *щура* и *салазана*. Длина заспиртованных червей этого вида достигает 25—30 см при толщине около 1,5 см; живые черви могут растянуться до 40 см и больше. Их ходы (диаметром до 2 см) проникают в почву на глубину 4—5 м. Местами почва бывает пронизана такими ходами, а над отверстиями обитаемых норок образуются кучки выбросов, достигающие в высоту 8 см и в поперечнике 10 см. С сельскохозяйственной точки зрения воздействие на почву этих червей (как и других видов) положительно, но строители смотрят на это дело часто иначе, так как сильное рыхление червями земли около фундаментов доставляет им лишние хлопоты. Пока этот вид известен только из районов Северо-Западного Алтая.

Один из наиболее ярко окрашенных червей — *навозный* (Eisenia foetida), обладающий специфическим неприятным запахом, что отражено и в его названии — «дурно пахнущий». Это сравнительно небольшой червь, длиной 6—10 см, с попарно сближенными щетинками. Цвет его темно-красный или красно-коричневый, но окраска не сплошная, а кольчатая, так как бороздки, разделяющие сегменты, светлые, что особенно хорошо видно, когда червь сильно растянется. Навозный червь очень широко распространен: на севере и в средней полосе он встречается недалеко от жилья человека, в скоплениях навоза, гнилой соломы, в парниках и т. д. Но в лесостепной полосе, а также в Крыму и на Кавказе становится довольно обычным и в лесах, далеких от жилья, где его можно найти в старых трухлявых пнях, дуплах, скоплениях прелых листьев и по берегам речек и ручьев. При раздражении навозный червь выделяет довольно сильно пахнущую желтую жидкость.

К этому же роду относится и *норденшельдов червь*, или *эйзения Норденшельда* (Eisenia nordenskioldi), названная так в честь известного шведского путешественника, исследователя полярных стран Норденшельда, собравшего большие зоологические коллекции на севере Сибири. Этот вид распространен по всей Сибири и на Дальнем Востоке, а также в восточной части европейской территории СССР, доходя до Крыма. По окраске и размерам он очень изменчив; типична для него окраска, похожая на таковую у Lumbricus rubellus: довольно темная, вишнево-красная, причем задний конец несколько светлее. Характерны два светлых пятна по бокам (на 9—11-м сегментах). Встречаются иногда и очень слабо окрашенные, почти совсем светлые черви. Местами, особенно в Сибири, норденшельдов червь достигает длины 25—30 см; в европейской части СССР он обычно мельче, всего 6—12 см. Интересно, что этот вид многочислен и в тундре, в районе вечной мерзлоты; недавно он был найден даже на Ляховских островах, на вечных льдах.

Род *дендробена* (Dendrobaena) характеризуется широко расставленными (не сближенными попарно) щетинками. Название рода указывает на обитание его представителей в лесах. Описанный уже давно вид этого рода *восьмигранная дендробена* (Dendrobaena octaedra) — небольшой, очень подвижный, красно-фиолетовый червь. Вид этот настолько характерен для лесной зоны, что нередко его называют *таежным червем*. Держится он главным образом в лесной подстилке и распространен широко от Атлантического до Тихого океанов, встречается и в Заполярье, а также в горах Крыма и Кавказа. Однако далеко не все виды этого рода — обитатели лесов. Назовем только один из них — *мариупольскую дендробену* (Dendrobaena mariupolienis), распространенную в Приазовье, Крыму и на Кавказе. Это очень крупный червь, до 35 см длиной, довольно толстый и сильный, темной черновато-бурой окраски; поясок у него захватывает с 25-го по 32-й сегмент. По наблюдениям Г. Н. Высоцкого, мариупольская дендробена довольно многочисленна в почвах целинных степей. Замечательно, что ходы этого червя удалось проследить до глубины 8 м; часто по ним проникают в нижние горизонты почвы корни растений. Последний вид семейства люмбрицид, который мы упоминаем,— *четырехгранная эйзениелла* (Eiseniella tetraedra) — один из самых мелких, длиной всего 2,5—6 см. Окраска четырехгранной эйзениеллы серовато-коричневая, с желтоватым или оливковым оттенком; поясок с 22—23-го по 26—27-й сегмент; задний конец тела четырехгранный. Это земноводный вид, обитающий по берегам водоемов, иногда его можно найти и в воде у берега. Самые крупные люмбрициды длиной до 120 см (род Scheroteca) недавно открыты в известняках гор юга Франции.

Семейство *криодрилиды* (Criodrilidae) представлено на территории СССР видом Criodlilus lacuum, который распространен довольно широко в странах Южной и Средней Европы, встречается и в европейской части нашей страны. По внешнему виду это довольно крупный, длиной 12—32 см, толщиной 3—5 мм, червь, коричневато-серой окраски, иногда с зеленоватым или красноватым оттенком. Похож на обычных дождевых червей, но по образу жизни — водное животное и держится в иле среди корней водных растений, в прибрежной части рек и озер, а также в слабосоленых водоемах, например в Азовском море. Найден также в водоемах Закавказья, Туркмении и в Амуре.

Семейство мегасколецид (Megascolecidae) — богатое видами семейство олигохет, распространенное в Юго-Восточной Азии и на тихоокеанских островах, расположенных между Азией и Австралией. Крупные виды мегасколецид перерабатывают большое количество земли: их выбросы, имеющие иногда вид башенок, достигают высоты 20—25 см (рис. 342). Большинство мегасколецид по размерам и окраске слабо отличаются от европейских люмбрицид, однако среди них встречаются виды ярко окрашенные, иногда с кольчатым и даже мраморным рисунком. Преобладающие тона красно-коричневые, пурпурные, сероватые, реже встречаются желтые, оливково-зеленые, синеватые, почти черные и даже перламутровые. Кроме обычного для большинства земляных червей расположения щетинок (четыре пары на каждом сегменте), у многих видов мегасколецид наблюдается другое расположение, в виде сплошного ряда или цепочки, опоясывающей примерно посередине каждый сегмент, причем количество щетинок на каждом сегменте нередко равно 60—70, а в отдельных случаях доходит до 150; иногда эти ряды прерваны на спинной и брюшной сторонах.

Почти все мегасколециды — обитатели почвы. Их обилие и интенсивность деятельности, как и у европейских дождевых червей, зависят от влажности почвы, температуры, обилия органических веществ и т. д. При неблагоприятных условиях они уходят в глубокие слои и их деятельность замедляется или вовсе прекращается, например в период засухи. Однако замечено, что один вид (Pheretima posthuma) встречается и в довольно сухих местах, причем активен на поверхности даже в засушливые периоды. Это объясняется тем, что у него выработался особый физиологический механизм для сбережения воды в теле, подобный тому, который наблюдается у насекомых: жидкие продукты обмена веществ не выделяются почти совсем во внешнюю среду, а попадают в кишечник, где вода из них подвергается обратному всасыванию клетками стенки кишечной трубки. Таким образом, этот вид представляет редкий среди олигохет пример высокосовершенного приспособления к наземному образу жизни. Многие мегасколециды часто попадаются в лежащих на земле гниющих стволах деревьев, под корой, а некоторые забираются довольно высоко (до 7—8 м) на деревья, где держатся в углублениях коры, среди эпифитных папоротников и даже на листьях (в сырых сильно затененных джунглях). Ряд видов в связи с этим получил соответственные названия, например *древесный перионикс* (Perionyx arboricola).



Рис. 342. Башенкообразные выбросы Pheretima.

Некоторые виды мегасколецид вслед за человеком распространились более широко, например в Америку и Южную Европу. Один из таких видов (Pheretima diffringens) встречается у нас в Закавказье. Это очень подвижные, с упругим блестящим телом, зеленовато-серые черви, достигающие 10—15 см длины. Их можно встретить в садах и на чайных плантациях Колхидской низменности, нередки они и на территории Батумского ботанического сада. Другой вид этого восточноазиатского рода — Pheretima hilgendorfi найден у нас на Курильских островах (на Шикотане и Кунашире).

Семейство *акантодрилиды* (Acanthodrilidae) распространено в тропиках и в южном полушарии. Среди его представителей встречаются мелкие черви длиной 2—3 см, есть и очень крупные —

свыше 1 м. К этому семейству принадлежит и самый длинный земляной червь — *австралийский* (Megascolides australis), достигающий 2,5—3,0 м. Издали такого червя можно принять за крупную змею. Напротив, очень небольшие размеры (1,0—3,5 см) имеет другой представитель этого семейства — Microscolex phosphoreus, распространенный в Америке, Индии, Африке, известный также в Европе; в нашей стране обнаружен в Закавказье в районе Хосты. Этот червь замечателен способностью светиться в темноте. Обычно свечение начинается, если червя потревожить, например даже при небольшом сотрясении почвы. Цвет свечения желтовато-зеленый. Светится слизь, выделяемая червем, но у погибающих червей свечение возникает и внутри тела. Большое количество этих червей наблюдалось в одной из заброшенных угольных шахт под Краковом на глубине 230 м. Зрелище было эффектное: в темноте двигались сотни светящихся точек. Способность светиться отмечается и у некоторых видов дождевых червей семейства Lumbricidae, например у обычного у нас на Карпатах вида Eisenia submontana. Светятся и некоторые *энхитреиды*. В нашей стране свечение энхитреид наблюдали на юге Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Семейство *окнеродрилиды* (Ocnerodrilidae) объединяет виды, в значительной мере связанные с водной средой. Большинство видов окнеродрилид распространено в тропической Америке, Африке, Индии и на тихоокеанских островах. К немногим случайно интродуцированным видам относится обнаруженный в Средней Азии Ocnerodrilus occidentalis. Этот тонкий (0,1 см) маленький (длина до 3 см) червь населяет рисовые поля и другие орошаемые почвы, встречается и на дне водоемов.

Семейство *монилигастрид* (Moniligastridae) распространено в Юго-Восточной Азии; у нас представлено на Дальнем Востоке, в Южном Приморье видом Drawida ghilarai. Эти крупные (до 14 см) темно окрашенные, с зеленоватым оттенком черви нередко встречаются здесь вместе с люмбрицидами во влажных лесах и в почве лугов.

Практическое значение олигохет. Первым ученым, обратившим внимание на обилие дождевых червей в почвах, занявшимся изучением образа жизни и пришедшим к выводу об очень большой их роли в процессах почвообразования, был Ч. Дарвин. Он подробно описал результаты своих многолетних исследований над ними в отдельной книге. «Дождевые черви в истории образования земной коры играли гораздо более важную роль,— писал Дарвин,— нежели это может казаться большинству с первого взгляда. Почти во всех влажных местностях они необыкновенно многочисленны и сравнительно с их величиной обладают весьма значительной мускульной силой. Во многих местностях Англии на площадь в 1 акр (0,4 га — *Ред.*) ежегодно выбрасывается более 10 т (10 516 кг) сухой земли, прошедшей через их тело, так что весь поверхностный слой растительной земли в течение нескольких лет проходит через их тело. Вследствие опадения стенок старых норок червей растительный слой находится хотя и в медленном, но постоянном движении, причем составные частицы перетираются друг о друга. В силу этих явлений свежие поверхностные слои постоянно подвергаются действию углекислоты, содержащейся в почве, и гумусовых кислот, роль которых в разрушении горных пород является еще более значительной. Образование гумусовых кислот обусловливается, вероятно, перевариванием полуразложившихся листьев, заглатываемых дождевыми червями. Таким образом, частицы земли, составляющие верхний растительный слой, находятся при таких условиях, которые вполне благоприятствуют их разрушению и распадению.

...Черви наилучшим образом приготовляют почву для произрастания растений с мочковатыми корнями и для всякого рода семенных растений. Они периодически подвергают растительную землю действию воздуха, просеивают ее так, что в ней не остается ни одного камешка крупнее тех, которые они могут заглотить. Они равномерно перемешивают все, подобно садовнику, готовящему мелкозернистую землю для своих избранных растений. В таком виде она становится одинаково хорошо приспособленной как к сохранению влажности и поглощению растворимых веществ, так равно и для процессов нитрификации... Листья, стаскиваемые в норки червей на пищу, после того как они разорваны на мельчайшие кусочки, отчасти переваренные, отчасти смоченные жидкими выделениями кишечного канала и мочевыми выделениями, перемешиваются с большими количествами земли. Эта земля образует тогда тот темный плодородный гумус, который почти сплошь покрывает поверхность страны хорошо обособленным слоем...»

Дарвин показал, что черви, поселившиеся под отдельными камнями, перекапывают под ними землю и, пропустив ее через кишечник, выбрасывают, причем стенки прорытых ими ходов с течением времени опадают, в результате сами камни постепенно как бы тонут, погружаясь все глубже в землю. Свою замечательную книгу о дождевых червях Ч. Дарвин заканчивает словами: «Нельзя не удивиться, когда подумаешь о том, что весь растительный слой уже прошел через тело дождевых червей и через несколько лет снова пройдет через них. Плуг принадлежит к числу древнейших и имеющих наибольшее значение изобретений человека; но еще задолго до его изобретения почва правильно обрабатывалась червями и всегда будет обрабатываться ими. Весьма сомнительно, чтобы нашлись еще другие животные, которые в истории земной коры заняли бы столь видное место...»

О масштабах деятельности дождевых червей можно судить по следующим цифрам. Исследования показали, что количество червей достигает 2 млн./га, а в отдельных случаях даже 20 млн./га. Соответственно живая масса (биомасса) измеряется для слабозаселенных ими территорий величинами от нескольких десятков килограмм до 100—120 кг/га, а для мест, где их много,— до 2—3 т/га. Расчеты, сделанные для различных мест умеренного и тропического поясов, показывают, что количество выбрасываемой червями земли таково, что оно образует за год слой от 1 до 7 м толщиной.

Влияние деятельности дождевых червей на особенности почвы многообразно. Прежде всего, в результате перекапывания ими земли и прокладывания ходов повышается скважность почвы, она делается более рыхлой, ее объем увеличивается (на 15—30%). Вследствие этого облегчается доступ в глубокие слои почвы воды и атмосферного воздуха, необходимых как для корней травянистых растений и деревьев, так и для деятельности полезных микроорганизмов. На глубину около 1 м почва обычно пронизана ходами червей, а у ряда видов их ходы идут гораздо глубже— до 4—8 м. Общая длина ходов на 1 $м^2$ поверхности земли нередко превышает 1 км, в отдельных случаях достигает 8 км. Черви постоянно перемешивают поверхностные слои, занося полуразложившиеся листья и другие органические остатки с поверхности в глубь почвы и вынося землю из нижних горизонтов на поверхность, а также откладывая экскременты внутри своих ходов.

Под влиянием червей изменяются и химические особенности почвы. В переработанной, смешанной с кишечной слизью и выброшенной в виде копролитов земле повышается содержание кальция, магния, аммиака, нитратов, фосфорной кислоты. Многие соединения переводятся в другую, более доступную для использования растениями форму. Благодаря выработке червями в особых известковых железках пищевода сростков кристалликов углекислого кальция происходит нейтрализация вредных почвенных кислот. Наконец, копролиты, высыхая, постепенно распадаются на небольшие микропористые комочки, долго не размываемые водой. Благодаря этому переработанная червями земля приобретает стойкую мелкокомковатую структуру. Кроме того, в копролитах повышается количество полезных почвенных микроорганизмов. Все эти процессы, происходящие в почве под влиянием дождевых червей, заметно изменяют и улучшают ее состав, структуру и свойства, повышают ее плодородие.

Дождевые черви не везде многочисленны. Для люмбрицид наиболее благоприятны почвенно-климатические условия в зоне смешанных и широколиственных лесов. На севере, в тундре и в таежных лесах, численность их обычно невелика. В сухих степях, где почва летом сильно пересыхает, дождевые черви встречаются довольно редко, а в пустынях вообще отсутствуют. Иногда и в этих регионах в результате хозяйственной деятельности человека, например в районах нового орошения, создаются условия, подходящие для некоторых видов люмбрицид. В таких случаях рекомендуется искусственно заселять ими почву, не дожидаясь, когда они будут занесены туда случайно, с посадочным материалом или с удобрениями. Опыты по интродукции дождевых червей в окультуренные почвы для повышения их плодородия успешно проведены у нас в стране и за рубежом. Рассматривается также возможность промышленного разведения червей и использования их в качестве корма для скота, на птицефермах и в рыбоводческих хозяйствах.

Следует сказать, что в определенных условиях дождевые черви играют отрицательную роль, так как являются промежуточными хозяевами для нескольких видов паразитических червей, вызывающих заболевания сельскохозяйственных животных. Так, ими распространяется тяжелое заболевание свиней — метастронгилез, от которого особенно страдает молодняк, или легочно-глистная болезнь, а также ряд глистных заболеваний кур и других птиц.

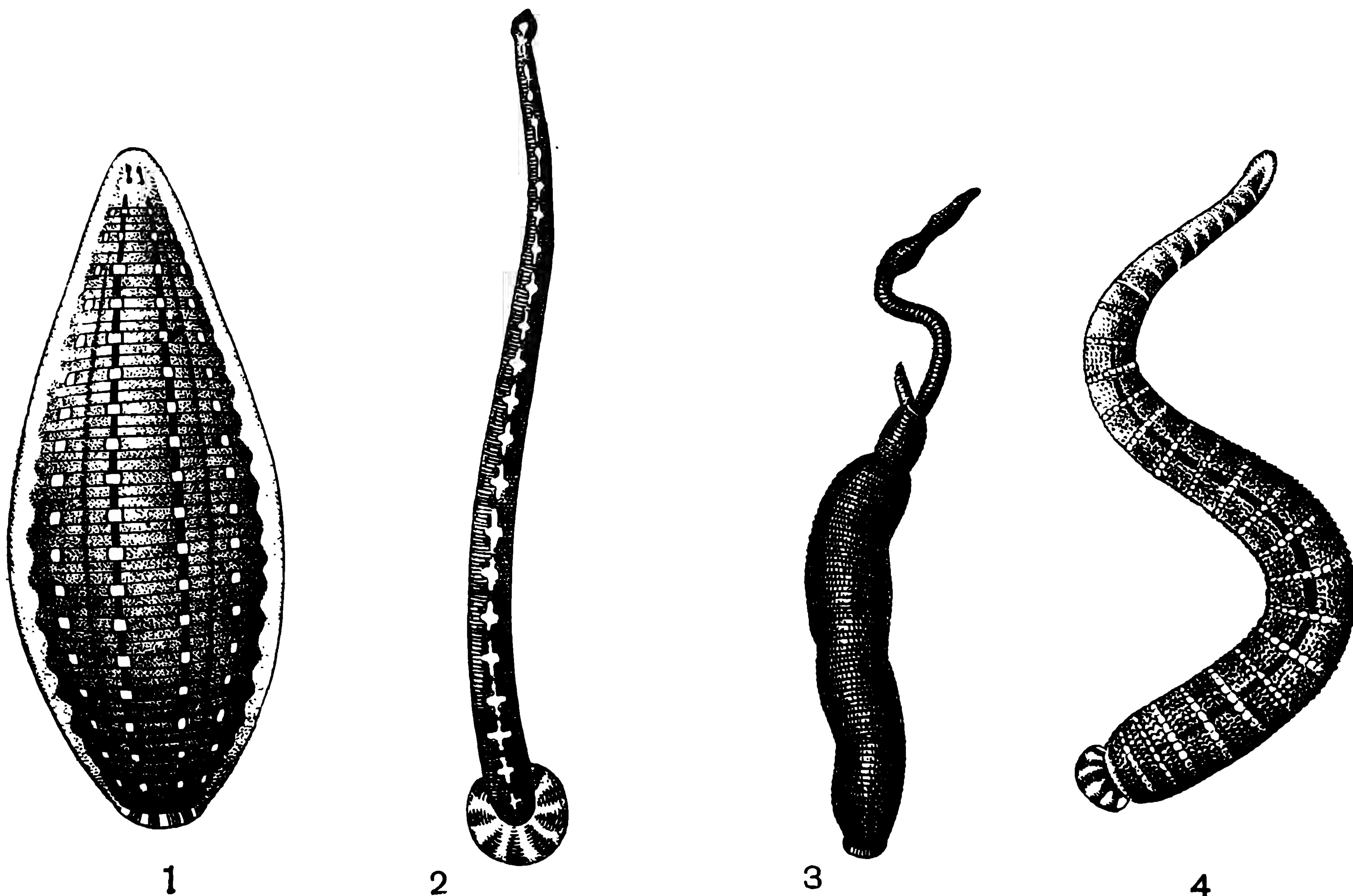
КЛАСС ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

Пиявки по строению главных систем органов — настоящие кольчатые черви. Однако организация их тела подверглась существенным изменениям в связи с приспособлением к своеобразному образу жизни. Пиявки произошли от малощетинковых червей (олигохет), перешедших к кратковременному пребыванию на рыбах для сосания крови. Отыскание быстро двигающихся позвоночных, т. е. рыб, надежное прикрепление к ним и затем возвращение к продолжительному свободному образу жизни могло быть осуществлено только благодаря прогрессивному развитию нервной, двигательной и других систем органов, обеспечивающих активный образ жизни. В классе пиявок мало видов, постоянно обитающих на своих хозяевах и ставших настоящими паразитами. Последние, как правило, переходят для размножения и развития к свободному образу жизни. Кроме того, много видов этих червей — хищники, никогда не сосущие кровь, а заглатывающие целиком или по частям других животных. Эти хищники произошли от кровососущих пиявок (см. ниже).

Строение. Тело пиявок, в отличие от олигохет, как правило, уплощенное, что, вероятно, облегчает им прилегание к телу животных, кровь которых они сосут. Они обладают двумя присосками — передней (околоротовой) и задней, более мощной, необходимыми для быстрого и прочного прикрепления к телу жертв (рис. 343). В связи с образованием задней присоски количество сегментов (сомитов) тела по окончании эмбрионального развития не увеличивается и равно у всех видов 33 (за исключением двух самых примитивных видов). Так как в течение постэмбриональной жизни длина тела обычно увеличивается, то постоянное количество сегментов могло ограничивать гибкость тела, что отрицательно отражалось бы на быстроте и совершенстве движения названных червей. Вероятно, в связи с этим у них развилась дифференциация наружных покровов сегментов на кольца, число которых в одном сегменте характерно для каждой систематической группы — три, пять, семь и больше (рис. 343). Так, у птичьих пиявок — три кольца в сегменте, у медицинской пиявки — пять и т. д. Наружные покровы пиявок окрашены, что характерно для свободноживущих животных; у червей, обитающих в пещерах и почве, а также у паразитирующих в жаберной полости рыб наблюдается депигментация покровов (цв. табл. 61).

Центральная нервная система развита хорошо, узлы ее велики, передние узлы брюшной цепочки сливаются в подглоточную массу, а задние — в массу, иннервирующую заднюю присоску. Органы чувств, воспринимающие химические, механические, световые и другие раздражения, играют существенную роль в поведении пиявок. У подавляющего их большинства имеются глаза, расположение и количество которых характерны для разных групп класса (рис. 344). Мышечная система развита значительно лучше, чем у других высших червей, и ее объем, как показали исследования советского ученого Л. А. Зенкевича (1889—1970), может составлять до 65% всего объема тела (у дождевых червей не превышает 29,7%). Опорой для кожно-мускульного мешка у целомических червей служит жидкость вторичной полости тела, играющая роль так называемого гидравлического скелета. У пиявок же в течение их эволюции происходит, вероятно в связи с уплощением тела, постепенная редукция названной полости, исчезают перегородки между сомитами и промежутки между органами заполняются хорошо развитой ме-

Рис. 343. Представители семейств подкласса настоящих пиявок (Euhirudinea):
1 — глоссифония обыкновенная (сем. Glossiphoniidae); *2* — рыбья пиявка обыкновенная (сем. Ichthyobdellidae); *3* — большая ложноконская пиявка, пожирающая дождевого червя (сем. Herudinidae); *4* — герподбелла обыкновенная (сем. Herpobdellidae).



з е н х и м о й (соединительной тканью), выполняющей функцию опоры для мышечной системы.

В передвижении пиявок важнейшую роль играют п р и с о с к и, благодаря попеременному присасыванию которых к различным подводным субстратам (камни, растения и другие предметы) они «шагают» наподобие гусениц некоторых бабочек. Многие виды пиявок приспособлены к кратковременному не быстрому плаванию. Такой способ передвижения облегчается уплощенной формой тела и играет в их жизни существенную роль.

В течение эволюции пиявок совершается постепенная редукция настоящих кровеносных сосудов, взамен которых из остатков целомической полости развивается густая сеть новой системы каналов для переноса веществ, пронизывающей все части тела. Обмен газов совершается через кожу, он облегчен благодаря развитию новой транспортной системы. Смена воды около пиявок, в которой снизилось содержание кислорода вследствие его потребления червями, у многих видов происходит посредством дыхательных движений их тела, прикрепленного к субстрату только задней присоской. В связи с редукцией свободного целома м е т а н е ф р и д и и пиявок не имеют воронок, начальные части их каналов заканчиваются слепо, и продукты диссимиляции проникают в них только осмотически.

П и щ е в а р и т е л ь н а я с и с т е м а очень сложна (рис. 345). Уже самые древние пиявки, как отмечалось, перешли к сосанию крови рыб и у них появился зачаток хобота. Они дали начало большой группе хоботных пиявок, у которых часть глотки и передняя часть пищевода превратились в мускулистый хобот, окруженный влагалищем, образовавшимся из стенок глотки, и способный ранить кожные покровы жертв. Поступающая кровь сохраняется в желудке, вместимость которого увеличивается благодаря отросткам. В глотку изливается сок слюнных желез, содержащий белковое вещество — г и р у д и н, препятствующее свертыванию высосанной крови, что обеспечивает непрерывное поступление ее в кишечник пиявки. Переваривание крови и всасывание продуктов, образующихся в результате ее разложения, происходит в кишке, тоже имеющей отростки. Непереварившиеся остатки пищи удаляются через заднюю кишку и анальное отверстие, открывающееся наружу на спинной стороне тела перед задней присоской. От примитивных хоботных пиявок произошли челюстные пиявки, у которых образовались три челюсти с зубчиками, способными ранить кожу или слизистые оболочки позвоночных животных, хорошо развиты железы, выделяющие гирудин, желудок имеет отростки, кишка их лишена (рис. 345). От кровососущих челюстных пиявок произошли хищные челюстные пиявки, у которых количество зубчиков на челюстях уменьшилось, они стали тупыми, слюнные железы

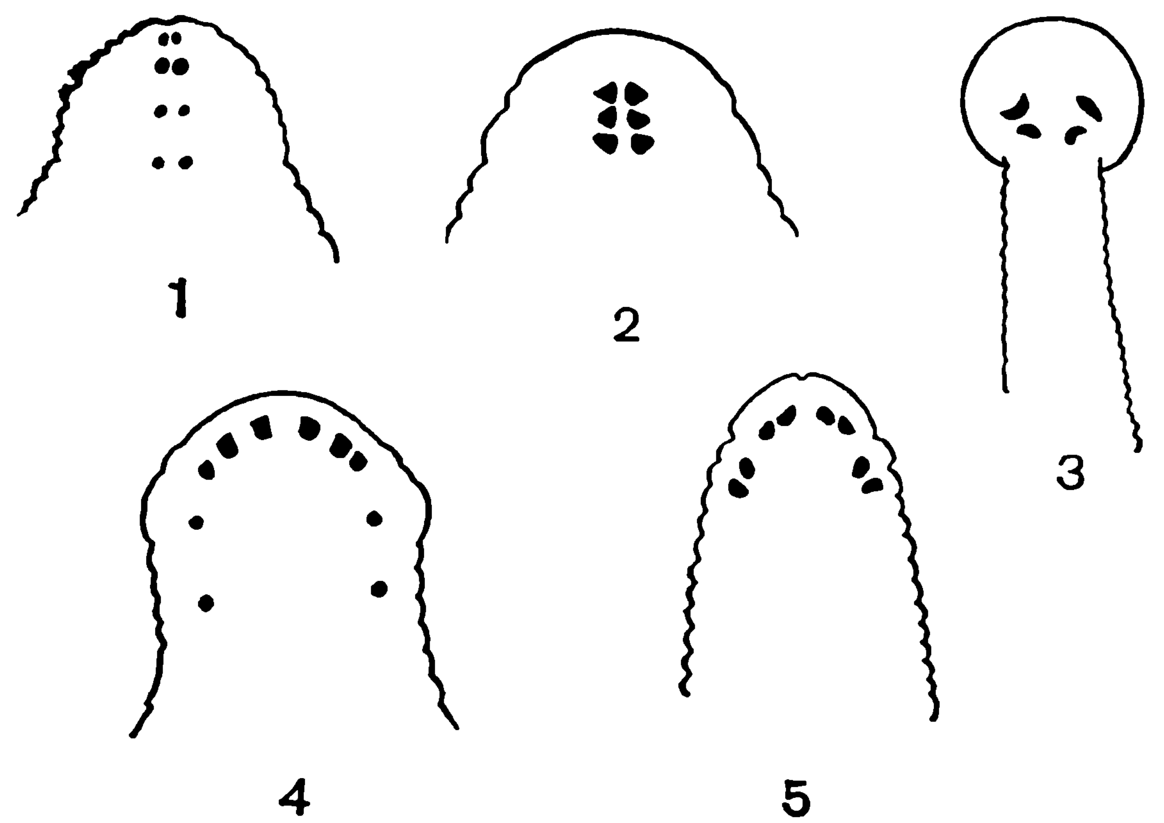


Рис. 344. Глаза пиявок:
1 — птичьей; *2* — глоссифонии обыкновенной; *3* — рыбьей пиявки обыкновенной; *4* — челюстной; *5* — глоточной.

не выделяют гирудина, желудок имеет только одну пару отростков, анальное отверстие большей величины, чем у кровососущих видов, так как непереварившиеся остатки пищи более крупные по сравнению с остатками после переваривания крови. От челюстных хищных пиявок произошли глоточные пиявки, питающиеся мелкими беспозвоночными животными, у которых челюсти полностью редуцировались или сохранились еле заметные их рудименты, кишечник отростков не имеет (рис. 345). Растениями или продуктами разложения пиявки не питаются.

Размножение. Все пиявки — гермафродиты и размножаются только половым путем. Оплодотворение совершается двумя способами. У хоботных и глоточных пиявок семя выделяется в мешочках — с п е р м а т о ф о р а х, выделяемых стенками конечной части мужского полового аппарата — а т р и у м а. Во время полового акта сперматофоры у одних пиявок прикрепляются в любом месте поверхности тела партнера, у других — к определенной части поверхности тела, близкой к половому аппарату. Стенки тела в местах прикрепления сперматофоров разрушаются, и сперматозоиды проникают внутрь червя. Некоторые из них достигают той части полового аппарата, где находятся зрелые женские половые клетки, и оплодотворяют их. Такой способ оплодотворения, по терминологии, предложенной академиком М. С. Г и л я р о в ы м (1912—1985), называется н а р у ж н о-в н у т р е н н и м. У челюстных пиявок конечная часть мужского полового аппарата превратилась в удлиненный совокупительный орган, при помощи которого семя во время полового акта вводится в женское половое отверстие партнера. Оплодотворенные яйцеклетки у всех пиявок выходят через женское половое отверстие и попадают в кокон, выделяемый специальными железами наружных стенок нескольких сегментов, образующих так называемый п о я-

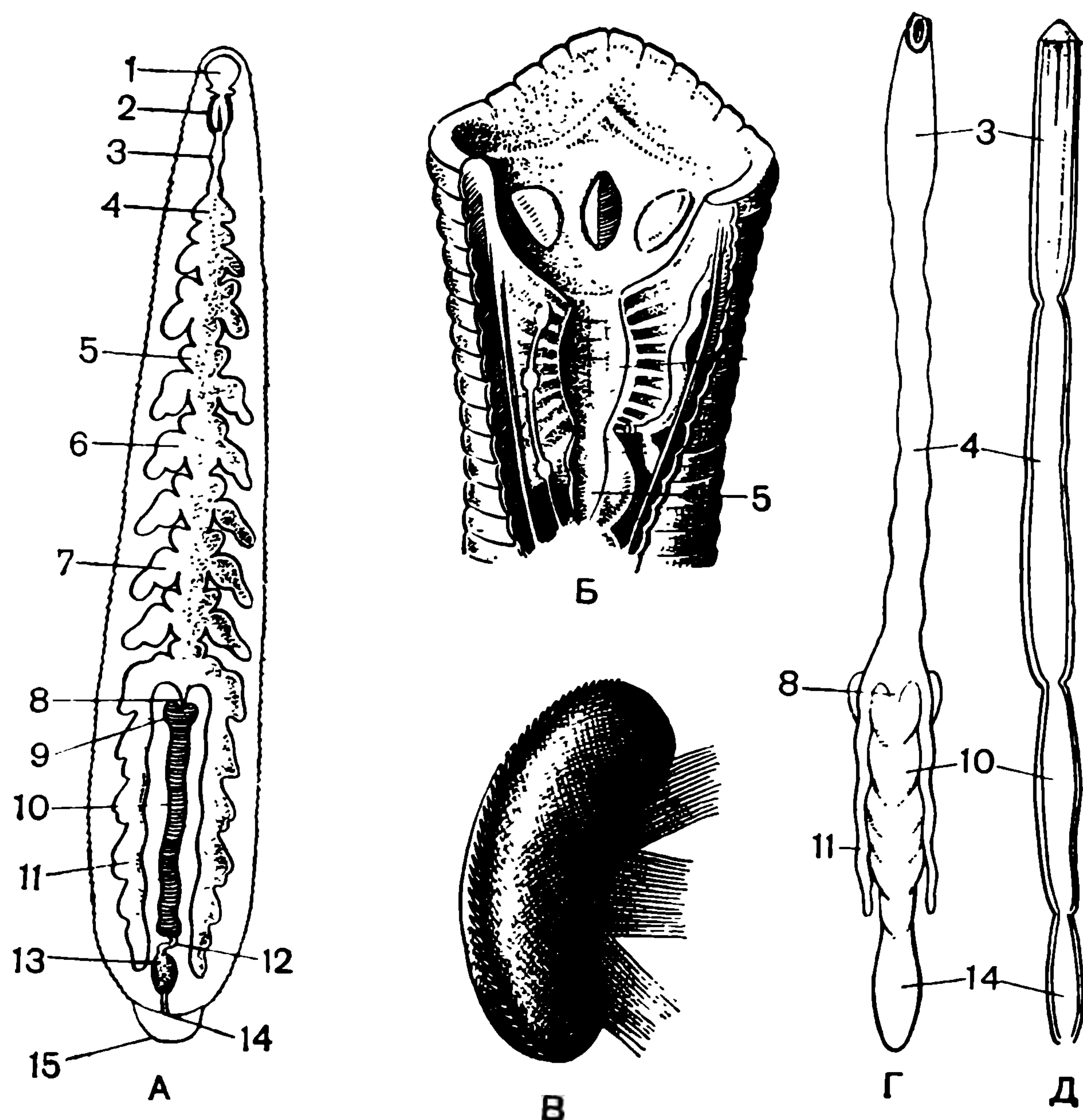


Рис. 345. Пищеварительная система бесхоботных пиявок.
А — схема пищеварительной системы медицинской пиявки; *Б* — передняя часть пищеварительной системы медицинской пиявки (вверху видны три челюсти); *В* — одна из челюстей (сильно увеличена); *Г* — схема пищеварительной системы большой ложноконской пиявки; *Д* — схема пищеварительной системы глоточной пиявки; *1* — передняя присоска; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4—7* — разные части желудка; *8* — переход желудка в кишку; *9* — железистые придатки кишки; *10* — кишка; *11* — задний отросток желудка; *12* — начало задней кишки; *13* — задняя кишка; *14* — анальное отверстие; *15* — задняя присоска.

сок, в период размножения хорошо заметный. Мужское половое отверстие всегда находится впереди женского, более крупного отверстия. Оба отверстия у каждого вида разделены определенным количеством сегментов, что часто используется при определении вида пиявок. По циклам жизни от яйца до нормальной смерти взрослого организма пиявок можно разделить на три группы: виды с однолетним, двухлетним и многолетним циклами. Разные сведения о развитии пиявок сообщаются дальше.

Распространение. Пиявки, как отмечалось выше, возникли в текучих пресных водах, и в настоящее время подавляющее их большинство обитает в различных пресноводных водоемах. Ряд широко распространенных в Палеоарктике пресноводных пиявок могут жить в солоноватых водах (в устьях рек и других водоемах). Наиболее вынослива в этом отношении обычная *рыбья пиявка* Piscicola geometra, но и для нее предельная концентрация солей 6—7‰. К числу настоящих солоноводных организмов относятся пиявки, обитающие в Каспийском и Азовском морях, где соленость воды выше указанной, но они, несомненно, произошли от настоящих пресноводных видов, хотя дальше устьев рек в пресные воды не заходят. В Черном море, максимальная соленость которого не превышает 18‰, а в опресненных местах значительно меньше, пиявок нет. В океанах и связанных с ними морях, соленость которых достигает 36—38‰, обитают пиявки, принадлежащие к особым родам семейства рыбьих пиявок. От пресноводных пиявок произошли виды, ведущие в субтропических и тропических районах Земли наземный образ жизни или живущие в почве.

Известно не менее 400 видов пиявок. Дальнейшие исследования, несомненно, приведут к увеличению этой цифры. Однако пиявок во много раз меньше, чем олигохет (3500 видов) и полихет (13 тыс. видов). Рассматриваемый класс по основным признакам более монолитен, чем два других класса, и эколого-географическая дифференциация по сравнению с последними у пиявок выражена значительно меньше. Однако следует добавить, что распространенное до недавнего времени мнение о значительном количестве космополитных видов среди пиявок неверно — лишь несколько видов пиявок распространены в 2—3 зоогеографических областях, и нет ни одного вида, который встречался бы во всех областях.

Класс пиявок делится на два подкласса: *древние пиявки* (всего два вида, сохранившие некоторые признаки олигохет) и *настоящие пиявки* (все остальные виды).

ПОДКЛАСС ДРЕВНИЕ ПИЯВКИ (ARCHIHIRUDINEA)

Первый вид древних пиявок был обнаружен выдающимся русским натуралистом и путешественником А. Ф. Миддендорфом в Енисее на лососевой рыбе пелядь и описан известным специалистом по кольчатым червям А. Грубе в 1851 г. как новый род и вид пиявок под названием Acanthobdella peledina. Родовое название в переводе означает «вооруженная пиявка», так как у нее на передней части тела обнаружены щетинки, служащие для прикрепления к рыбам, а в названии вида отмечено паразитирование ее на пеледи.

Древние пиявки происходят от малощетинковых червей. Особи *акантобделлы* — маленькие червячки, их длина редко превышает 30 мм, а ширина 3 мм. По форме тела они похожи на многих пиявок (рис. 346). Передняя присоска не развита, и функцию ее выполняют поперечные ряды маленьких щетинок, похожих на щетинки малощетинковых червей, на пяти сегментах передней части тела (рис. 346). Задняя присоска небольшая, расположена перпендикулярно к продольной оси червя и не подгибается, как у настоящих пиявок,

под заднюю часть тела. Число сомитов постоянное и равно 30; каждый сомит состоит из четырех колец. Перегородки между сомитами, в отличие от настоящих пиявок, еще сохранились. Целом хотя и подвергся некоторому уменьшению, но свободные участки его вокруг кишечника сохранились. Кровеносная система достаточно хорошо развита, хотя процесс редукции ее уже начался. В глотке имеется зачаток хобота, но кишечник еще не имеет слепых отростков. A. peledina превратилась в постоянного паразита различных видов лососевых рыб и хариусов и может причинять им значительный вред, разъедая их плавники и другие части поверхности тела. При этом она не только сосет кровь, но и поглощает разрушенные остатки тканей хозяев, следовательно, ее нельзя причислить к специализированным кровососам. Акантобделлы не способны к плаванию, но характер их движений по субстратам, позы покоя и настороженности похожи на таковые настоящих пиявок, хотя дыхательные движения у них не наблюдаются. Они очень чувствительны к недостатку кислорода и являются холодолюбивыми организмами. Все их находки относятся к пресноводным водоемам. Они, по-видимому, не выносят даже слабое осолонение воды и поэтому могут паразитировать только на жилых формах лососевых рыб. Ареал A. peledina простирается от севера Скандинавии до Чукотки включительно, не опускаясь, как правило, южнее Северного полярного круга. Однако этот вид обитает в Онежском озере, холодных водоемах Северо-Байкальского и Станового нагорий Восточной Сибири, т. е. значительно южнее Северного полярного круга, и сохранился в названных местах как ледниковый реликт. Следует подчеркнуть, что до середины текущего столетия на севере Скандинавии и Сибири A. peledina встречалась в значительном количестве, но загрязнение водоемов и зарегулирование рек в связи с постройкой плотин могут вызвать исчезновение этих исключительно интересных в биологическом отношении червей. Вред, причиняемый ими рыбам, не столь значителен, чтобы ограничивать их распространение. После окончания пребывания на рыбах (оно продолжается несколько месяцев) акантобделлы покидают своих хозяев и, как полагают, откладывают коконы на растениях в водоемах, связанных с реками. Их размножение и развитие остаются неисследованными.

Другой вид древних пиявок был описан из водоемов Камчатки; его принимали раньше за A. peledina. Этот вид, названный A. livanowi, по величине еще меньше: длина его не превышает 15 мм. Аппарат щетинок и задняя присоска, несмотря на некоторые отличия, в основном такие же, как у A. peledina, но передняя часть тела превратилась в подобие чашеобразной присоски, внешне напоминающей аналогичные образования настоящих рыбьих пиявок. Наблюдения показали, что A. livanowi большую часть жизни проводит в свободном состоянии в текучих водоемах, а к рыбам (тоже из семейства лососевых) прикрепляется для питания только на короткое время.

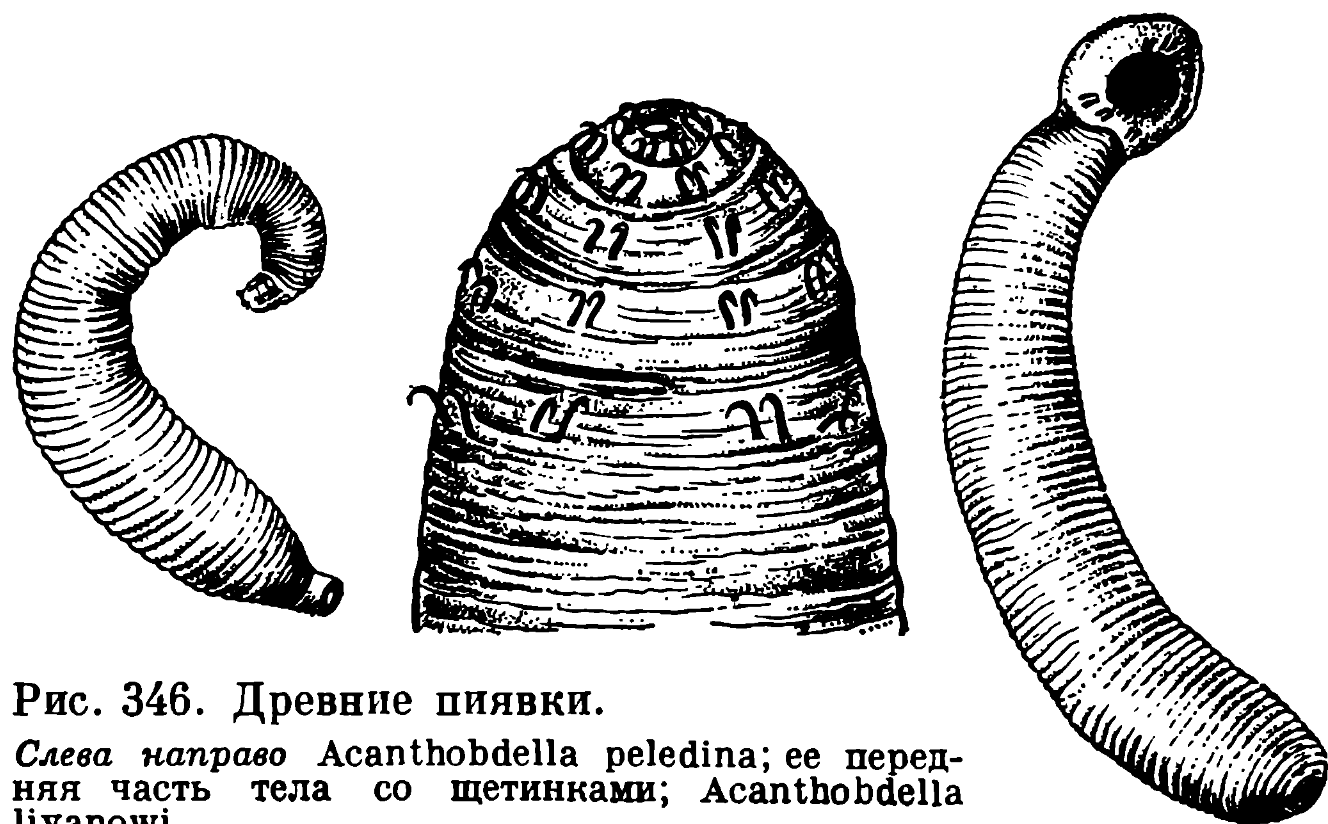


Рис. 346. Древние пиявки.
Слева направо Acanthobdella peledina; ее передняя часть тела со щетинками; Acanthobdella livanowi.

Кроме Камчатки, A. livanowi была обнаружена и на Чукотке, т. е. там, где встречается и A. peledina. Однако в одном и том же водоеме оба вида пока не находили. Следует отметить, что акантобделлы обитают там, где нет настоящих пиявок (как на Камчатке) или последние встречаются редко. Очевидно, древним пиявкам не под силу конкурировать с настоящими пиявками. Сказанное подтверждается тем фактом, что в Канаде и на Аляске, где фауна пиявок изучена хорошо и насчитывает значительное количество видов настоящих рыбьих пиявок, акантобделлы очень редки. До 70-х годов этого столетия их вообще не находили. Только в 1974 г. в одной донной пробе из озера на Аляске был обнаружен плохо сохранившийся экземпляр акантобделлы, видовую принадлежность которой не удалось установить. Но в 1979 г. с сиговой рыбы Coregonus sardinella, выловленной тоже на Аляске, сняли четыре экземпляра A. peledina.

Открытие A. livanowi имеет большое научное значение, так как от подобных древних пиявок в процессе эволюции возникли настоящие пиявки.

ПОДКЛАСС НАСТОЯЩИЕ ПИЯВКИ (EUHIRUDINEA)

У типичных пиявок передняя присоска хорошо развита. Щетинок нет. Задняя присоска прилегает к брюшной поверхности задних сегментов. Целом редуцирован. Кровеносная система редуцирована и заменена новой транспортной системой, возникшей из остатков целома. Распространены во всех частях Света. Подкласс делится на два отряда: Хоботные и Бесхоботные пиявки.

ОТРЯД ХОБОТНЫЕ ПИЯВКИ (RHYNCHOBDELLEA)

Пиявки отряда малых или средних размеров, длиной 5—30 мм, редко крупнее 40—75 мм. Глаза расположены в средней части переднего конца тела. Все виды имеют хобот. Сомит чаще состоит из трех колец, который у ряда видов (главным образом у рыбьих пиявок) может делиться добавочными бороздами на большее число колец. Оплодотворение совершается при помощи сперматофоров. Это — водные организмы. Отряд делится на два семейства — плоские пиявки и рыбьи пиявки.

Семейство *плоских пиявок*, или *глоссифонид* (Glossiphoniidae), отряда хоботных — водные животные. Русское название семейства нельзя признать удачным, так как уплощение тела характерно для подавляющего большинства видов класса; более подходит для них название «листообразные пиявки». Величина тела, как правило, меньше, чем у видов других семейств. Активность их движений умеренная, не плавают. По ряду признаков это семейство обладает более примитивной организацией, чем другие семейства подкласса: преобладает трехколечный сомит, хорошо развиты спинной и брюшной кровеносные сосуды, лучше сохранились остатки целома и т. д. Оплодотворение наружно-внутреннее, коконы тонкостенные, с большим количеством крупных (диаметром около 0,5 мм) яиц, содержащих много питательных веществ. Отложенные коконы некоторое время находятся под брюшной поверхностью материнского организма. После прохождения ряда стадий развития эмбрионы выходят из коконов и сначала посредством специального провизорного органа, а затем развившейся задней присоски прикрепляются к брюху материнского организма, где продолжают развиваться до исчерпания желтка в кишечнике. По окончании эмбрионального развития молодые пиявочки сначала временно, а потом навсегда переходят к самостоятельному образу жизни. Таким образом, у глоссифонид хорошо развита забота о потомстве.

Первые глоссифониды произошли от древних пиявок и подобно им сосали кровь рыб. Потом появились виды того же семейства, перешедшие к сосанию крови других позвоночных, связанных с водоемами. Величина тела глоссифонид возросла, скорость движений несколько увеличилась, в пищеварительном аппарате развился хобот, у желудка появились семь пар отростков, необходимых для накопления большего количества высасываемой крови, кишка тоже приобрела отростки, способствующие всасыванию переваренной пищи, усложнились и другие системы органов.

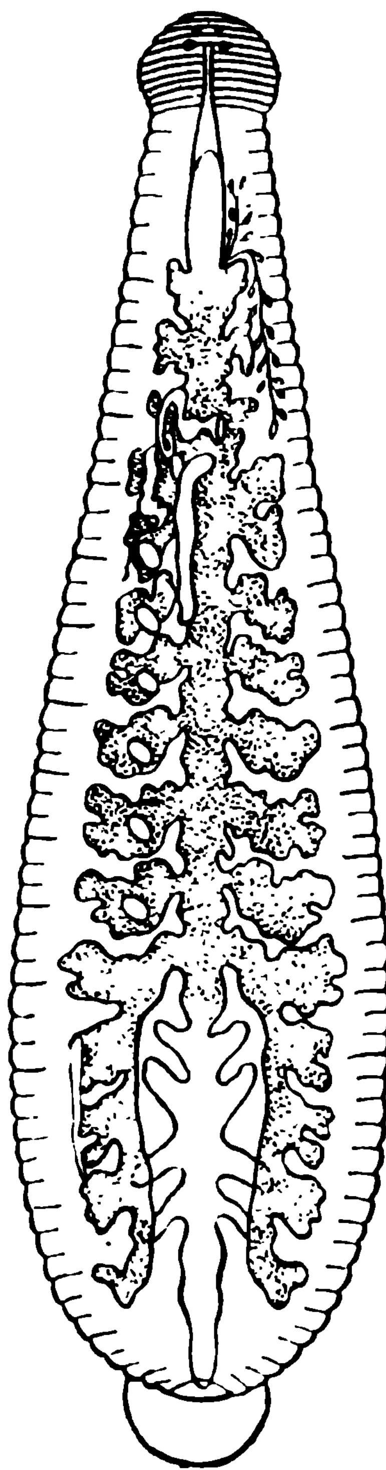


Рис. 347. Пиявка гемиклепсис (Hemiclepsis marginata).

Видны: расширенный передний конец тела, сильно разветвленные желудок и кишка, задняя присоска.

К более примитивным глоссифонидам, сосущим кровь рыб, относится обычная в водоемах Палеоарктики Hemiclepsis marginata (рис. 347). Ее отличает от других видов семейства сильно расширенный передний конец тела, развившийся, вероятно, в связи с необходимостью прикрепляться к телу рыб. Глаз две пары, передние меньшей величины. Представители этого вида сосут также кровь земноводных. Обитают преимущественно в стоячих водоемах. Ареал вида велик и простирается в двух областях — Палеоарктической и Индо-Малайской. Связь с последней выражается в том, что в Приморском крае он встречается чаще, чем самые распространенные во всей Палеоарктике виды глоссифонид.

Птичьи пиявки (виды рода Protoclepsis) тоже относятся к примитивным глоссифонидам. Длина их тела 20—50 мм, ширина 5—10 мм; глаз четыре пары. Окраска очень изменчива — от зеленоватой до очень темной. Хобот короткий, способный нанести раны только слизистым оболочкам ротовой полости и верхних дыхательных путей птиц. Тело очень мягкое, что облегчает пиявкам прилегание к слизистой оболочке органов во время сосания крови. Часть жизни они проводят в свободном состоянии. В течение жизни питаются три раза, причем пока кровь предыдущего кормления не переварена, не приступают к следующему кормлению; после последнего кормления пиявки могут жить еще несколько месяцев, но уже не питаются. Максимальная продолжительность жизни видов этого рода около 1,5—2 лет. Они способны усиленно размножаться, откладывают 3—5 коконов, в которых заключено несколько сот яиц. Однако периоды резкого повышения численности этих пиявок часто сменяются периодами значительного понижения. Массовое их появление может вызвать массовую гибель водоплавающих птиц. Эти пиявки обитают преимущественно в стоячих водоемах, где часто встречаются их хозяева. В Палеоарктике известны два вида описываемого рода — P. tessulata и P. maculosa. Первый вид указывался для многих мест Палеоарктики, довольно часто в массовом количестве, но в Средиземноморской подобласти он редок или отсутствует; в Северной Америке встречается реже, чем в Евразии. Второй вид обитает в северной части Ев-

ропы и Сибири, иногда отмечался в большом количестве. В литературе есть указания о присутствии в южных зоогеографических областях (за исключением Австралийской) единичных особей птичьих пиявок. Виды рода Protoclepsis постоянно обитают и размножаются в Палеоарктической области (за исключением Средиземноморской подобласти) и, может быть, в северной части Неоарктической области, т. е. там, где в теплое время года в массовом количестве обитают и размножаются перелетные птицы.

Черепашья пиявка, или *гементерия* (Haementeria costata), — большая глоссифонида (длина 40—70 мм, ширина 10—25 мм). Окраска очень изменчива — зеленая и коричневая разной интенсивности; более светлые встречаются на растениях, более темные — на черепахах. На спинной стороне тела несколько продольных рядов сосочков, из которых один проходит вдоль срединной линии (рис. 348), что позволяет легко отличить данный вид от других палеоарктических глоссифонид. Глаз две пары (передняя пара зачаточная). Основной хозяин — болотные черепахи (Emys orbicularis), на которых гементерии могут оставаться длительное время. В лабораторных условиях могут питаться кровью птиц; сосут кровь людей в более тонких или пораненных местах кожи. По некоторым данным, в прошлом веке их использовали в Крыму вместо медицинской пиявки. Цикл жизни, по-видимому, двухлетний; перед размножением покидают черепах. В СССР гементерия распространена на юге европейской территории и на Кавказе, за пределами нашей территории — в странах, расположенных вокруг Средиземного моря. Ареалы гементерии и ее хозяина в целом совпадают. Может изредка попадаться и в более северных районах. В других зоогеографических областях, особенно в южных, обитает много видов гементерий, главные хозяева которых — разные пресмыкающиеся. Крупные виды гементерий в Южной Америке используются для лечения людей.

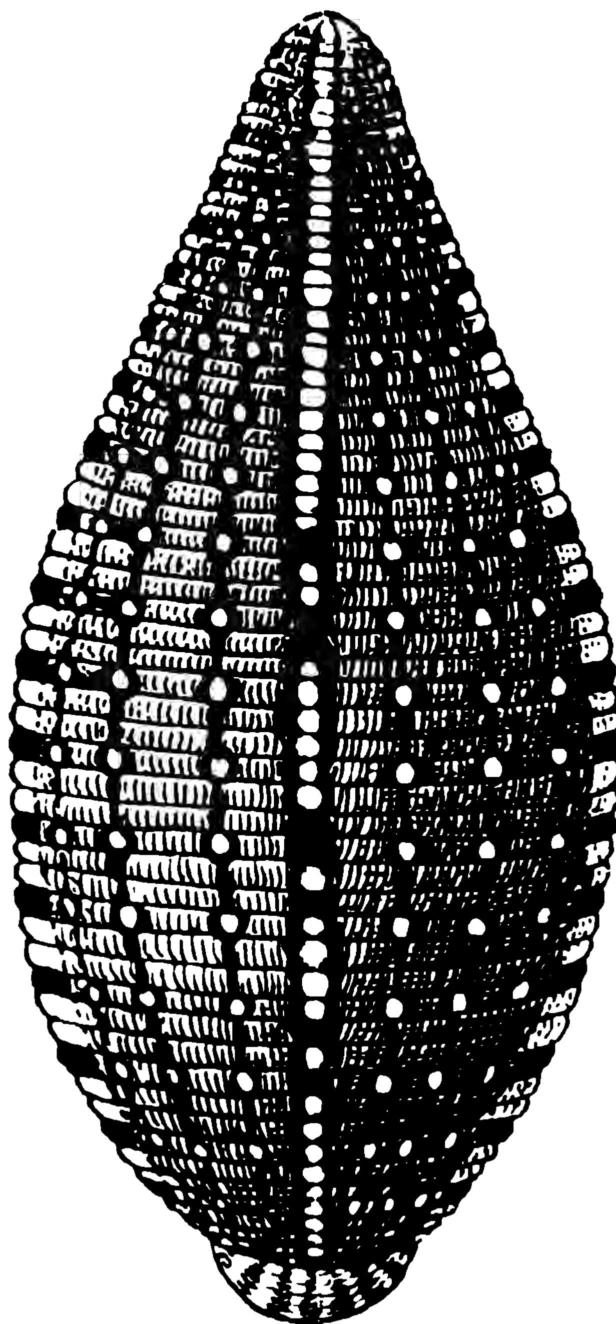


Рис. 348. Черепашья пиявка гементерия (Haementeria costata).

Видны продольные ряды сосочков на спинной стороне тела.

К глоссифонидам южного происхождения принадлежит *батракобделла* (Batracobdella algira). Длина ее тела до 18 мм, ширина до 5 мм. Окраска взрослых особей бурая с зеленоватым оттенком, молодых — зеленоватая с бурым оттенком. Глаз одна пара, сравнительно больших. Спинная сторона покрыта многими мелкими сосочками. Задняя присоска велика (ее диаметр равен наибольшей ширине тела). Сосет преимущественно лягушек, причем встречается почти исключительно на больших экземплярах; может питаться и за счет хвостатых амфибий. Батракобделла, по-видимому, большую часть жизни проводит на своих хозяевах. Распространена в Северной Африке (Алжир, откуда этот вид был впервые описан), на Пиренейском полуострове, Балеарских островах, в Сардинии, Болгарии (южнее Балкан), на Корсике; в СССР многократно найдена только в южной части Крыма (река Черная и другие водоемы). Учитывая разорванность ареала B. algira, можно предположить, что когда-то она была распространена более широко в Средиземноморской подобласти Палеоарктики, а потом в связи с изменением климата (скорее всего с похолоданием) вымерла в большинстве мест своего ареала. Следует добавить, что виды того же рода обитают в Эфиопской зоографической области.

Другой вид того же рода — B. paludosa находится в родстве с предыдущим видом, но отличается от него: крупнее (длина до 25—35 мм), окраска сходная, однако светлей, глаз две пары, спинная сторона гладкая, задняя присоска мала. Сосет кровь не только земноводных, но и моллюсков. Встречается преимущественно в небольших стоячих водоемах, затененных деревьями. Ее южное происхождение проявляется в том, что, несмотря на довольно широкое хотя и спорадическое) распространение в Западной Европе, она не заходит там далеко на север, а в нашей стране отмечена только для южной половины европейской части СССР. Она не встречается там, где обитает B. algira, в частности, ее нет в Крыму. Причины такой взаимоисключаемости ареалов обоих видов остаются пока невыясненными.

От глоссифонид, сосущих кровь позвоночных животных, как можно предположить на основании сравнительно-анатомических данных, произошли глоссифониды, питающиеся за счет разных беспозвоночных животных: брюхоногих моллюсков, членистоногих, кольчатых червей. Для них характерна меньшая активность движения, более слабое развитие отростков пищеварительного аппарата, в частности, наличие шести пар отростков желудка, менее разветвленных и проявляющих тенденцию к редукции. Это, вероятно, объясняется тем, что беспозвоночные животные в пресных водах часто очень многочисленны, большинство из них (например, моллюски) сравнительно медленно передвигаются, и прикрепиться к ним

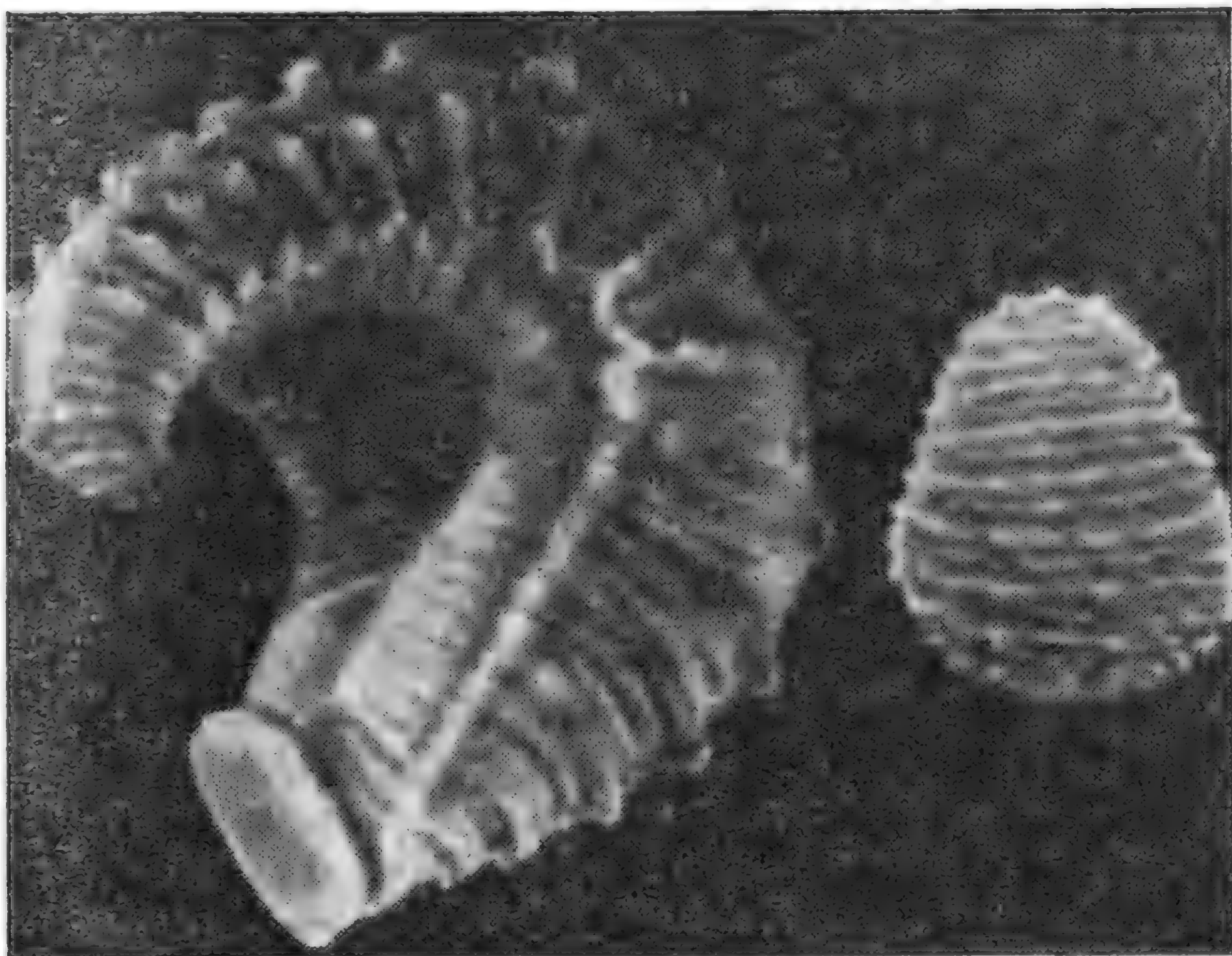


Рис. 349. Байкальские эндемичные виды глоссифонид: *слева* — Baicaloclepsis grubei; *справа* — B. echinulata.

пиявкам легче, чем к позвоночным, поэтому отпадает потребность в запасании большого количества поглощенной пищи. В Палеоарктике именно такие глоссифониды распространены очень широко, численность их во многих пресноводных водоемах часто высокая. Аналогичное положение, хотя и выраженное в меньшей степени, наблюдается в Неоарктической области. В южных же областях преобладают глоссифониды, сосущие кровь позвоночных животных.

Для фауны пиявок Палеоарктики очень характерен род Glossiphonia (или Clepsine), самым распространенным и многочисленным видом которого является G. complanata. Это средних размеров глоссифонида (длина 15—20 мм и больше, максимальная ширина около 7 мм), форма тела которой напоминает небольшой широкий листочек (рис. 343). Глаз три пары, они расположены в два продольных ряда (рис. 344). У большинства особей на спинной стороне три пары продольных рядов сосочков, степень развития которых различна — от крупных до малозаметных, между внутренними рядами две продольные пунктирные линии. Тело очень плотное, сильно уплощенное. Окраска зеленовато-коричневая, часто очень пестрая. Взрослые особи проводят бóльшую часть жизни в неподвижном состоянии, тесно прижавшись к субстратам, благодаря своей окраске слабо заметны. G. complanata сосет главным образом брюхоногих моллюсков, но может (в особенности молодые особи) нападать на других пиявок и личинок насекомых. Размножаются представители этого вида один раз в год (весной), откладывая 3—8 коконов, содержащих до 100—200 яиц. Продолжительность жизни два года, редко три. В СССР распространена везде, вплоть до Камчатки. В Неоарктической области часто встречается в Канаде, более редка в США, отсутствует в Мексике. Для Африки и Передней Азии не указана.

К рассмотренному виду близка G. concolor, которая отличается от него полным отсутствием сосочков на спине, более однотонной светло-кофейной окраской. Многие авторы считают ее разновидностью G. complanata, но, по некоторым данным, у нее другое число хромосом. В Палеоарктике она встречается реже, чем G. complanata, для Северной Америки не указана.

Другой вид рассматриваемого рода, широко распространенный в нашей стране,— G. heteroclita. Это маленькая пиявка (длина 7—8 мм, ширина 3—4 мм). Глаз тоже три пары, но передние сильно сближены. Окраска серовато-белая или серовато-желтая, с пятнами черного пигмента, который у некоторых особей сильно развит. Заметных сосочков на спине нет. Питается за счет брюхоногих моллюсков и, возможно, личинок насекомых. Размножение происходит в течение всего теплого времени года. В коконе в среднем может быть 20 яиц; цикл жизни одногодичный. Обитает вид главным образом в небольших стоячих водоемах. В разных местах СССР встречается значительно реже G. complanata, но в некоторых водоемах иногда попадается в массовом количестве. Встречается в Западной Европе, обитает в Северной Америке, хотя более редка, чем в Евразии. К этому виду близка G. weberi, но отличается от него сильным развитием сосочков на спинной поверхности тела, один ряд которых проходит по срединной продольной линии спины, и резким усилением черной пигментации. G. weberi распространена в Японии и Китае и во всей Индо-Малайской области, где G. heteroclita не обитает, но оба вида могут встречаться вместе в бассейне реки Уссури.

Одна из самых распространенных и многочисленных пиявок в нашей стране и самая распространенная пиявка на нашей планете — *гелобделла* (Helobdella stagnalis). Это совсем маленькая глоссифонида (длина 5—10 мм, ширина 2—4 мм), которую легко узнать по очень небольшой округлой пластинке желто-коричневого цвета на спине между 12 и 13-м кольцами, где у эмбрионов располагался провизорный орган для прикрепления их к брюху материнского организма (цв. табл. 61). Окраска светло-серая или желтовато-серая, иногда с зеленоватым оттенком. Глаз одна пара, довольно больших. Более подвижна, чем другие глоссифониды. Хобот хорошо развит; из ряда отростков желудка развиты только последние, а остальные сильно редуцированы. Основными источниками питания служат мелкие беспозвоночные: личинки насекомых (главным образом хирономиды) и олигохеты, имеющие сравнительно тонкий покров. Выпускаемый гелобделлой в тело жертв пищеварительный сок вызывает растворение их органов. Следовательно, ее нельзя назвать настоящим

кровососом, она скорее хищник, так как может целиком высосать содержимое жертвы. Пищеварение совершается быстро, накопление пищи в желудке становится излишним, чем и объясняется редукция отростков желудка. Цикл жизни одногодичный. Описываемый вид распространен по всей Палеоарктике; в Неоарктической области обычен, но, по-видимому, не так многочислен, как в предыдущей области. Обнаружен в разных странах Неотропической области, но здесь встречается значительно реже. Следует отметить, что в Южной Америке, помимо рассматриваемого вида, существует еще 15 видов того же рода, которые ограничивают его распространение. Для Эфиопской и Индо-Малайской областей известны лишь находки единичных экземпляров H. stagnalis, которые могли быть случайно занесены птицами; для Австралийской области она никогда не указывалась. Следовательно, даже такой широко распространенный вид нельзя считать космополитическим.

В открытых водах Байкала обитают два эндемичных рода, включающих три вида глоссифонид: Paratorix baicalensis, Baicaloclepsis echinulata, B. grubei (рис. 349). Главное отличие этих видов от обычных глоссифонид состоит в том, что в их сомитах, первоначально трехколечных, происходит постепенное слияние колец. Пиявок с таким строением сомитов известно, кроме байкальских, всего несколько видов, принадлежащих к другим родам и найденных на территории нашей страны в озере Ханка и на острове Шикотан (см. ниже), а также в Японии, Китае, на севере Вьетнама, в США и Бразилии. Судя по такому разбросанному ареалу, это реликты когда-то широко распространенной группы, потом почти вымершей. Байкал — древний водоем, он входил когда-то в соприкосновение с водоемами Юго-Восточной Азии, где обитали эти виды. В Байкал их предки, вероятно, попали из текучих водоемов Дальнего Востока.

Эндемичные глоссифониды обитают в Байкале на разной глубине, вплоть до 600 м и больше. Они приспособлены к обитанию в холодной, насыщенной кислородом, мало минерализованной воде. Упомянутые выше внебайкальские виды из той же группы глоссифонид, за исключением одного, по-видимому, предпочитают обитать в горных ручьях, вода которых по своим свойствам приближается к байкальской. Наиболее распространена в Байкале Baicaloclepsis echinulata — глоссифонида средней величины (длина до 15 мм, ширина до 7 мм), спина которой покрыта множеством сосочков с сидящими на них добавочными сосочками (рис. 349), за что она получила русское видовое название *ежевидная*. Другой вид того же рода — B. grubei — большая глоссифонида (длина до 40 мм, ширина до 15 мм), спина которой усажена большими буграми (рис. 349). Наименее распространен в Байкале Paratorix baicalensis, спина которого покрыта мелкими сосочками, сгруппированными в поперечные ряды. За счет кого питаются эти три вида, не установлено. Задняя присоска у них маленькая, и маловероятно, чтобы они сосали кровь хорошо плавающих рыб (например, омулей). Цикл жизни не изучен.

Большой интерес представляют два вида, родственные байкальским эндемичным глоссифонидам,— Mooreotorix cotylifer и Oligobdella orientalis. Первый вид — маленькая пиявка (длина до 9 мм, ширина до 4 мм), с очень большой задней присоской, серовато-желтого цвета. Обитает на мягкокожей черепахе Amyda sinensis. Найдена на территории СССР в озере Ханка и некоторых водоемах Китая. Второй вид — пиявка еще меньших размеров, чем предыдущая (длина до 6 мм, ширина 3,5 мм). Задняя присоска тоже очень большая. Окраска темно-зелено-оливковая у живых японских экземпляров. Сосет кровь земноводных (например, Rana semiplicata и др.). Обнаружена на лягушках в пределах нашей страны на острове Шикотан по берегам ручьев и в Японии (острова Хоккайдо, Хонсю) тоже в сходных условиях. Циклы жизни и экология обоих видов изучены очень слабо.

В семействе *рыбьих пиявок*, или *ихтиобделлид*, или *писциколид* (Ichthyobdellidae, или Piscicolidae), большинство видов сосут кровь рыб, меньшинство видов питаются за счет ракообразных, многоколенчатых (или пантопод) и др. Все виды этого семейства легко отличаются от остальных пиявок передней присоской, которая сильно развита, округла, резко отделена от остальной части тела (рис. 343, *2*) и обеспечивает быстрое и надежное прикрепление пиявок к телу рыб и других хозяев. Форма тела ряда видов цилиндрическая, у остальных уплощенная. На передней присоске две пары глаз, по окружности задней присоски расположены глазоподобные органы. У некоторых видов, перешедших к постоянному паразитизму, зрительные органы могут редуцироваться. Число колец в сомите от 3 до 14. Некоторые виды способны плавать. У всех пресноводных и у некоторых морских видов по бокам тела имеются пузыри, которые ритмически сокращаются и усиливают газообмен, более затрудненный в пресной воде, чем в морской (рис. 350). Оплодотворение наружно-внутреннее, но сперматофоры прикрепляются к участку тела на брюшной стороне, над которым находится женский половой аппарат. Коконы малы (их длина редко превышает 1,2—1,5 мм) и содержат по одному яйцу (диаметр около 48—60 мкм) почти без питательных веществ. Коконы имеют плотные, хитиноидные стенки и прикрепляются к подводным растениям и другим субстратам, а у видов, хозяева которых имеют твердые кутикулярные покровы, откладываются на последних. Зародыши развиваются, заглатывая питательную жидкость, наполняющую коконы. Боль-

шая часть видов обитает в морях, меньшая — в континентальных водоемах.

Обыкновенная рыбья пиявка (Piscicola geometra) — средней величины (длина ее 20—50 мм, ширина 1,5—3,0 мм), форма тела цилиндрическая. Задняя присоска значительно превосходит наибольшую ширину тела (рис. 343). Окраска тела очень изменчива и зависит от освещения биотопа и других условий. Коконы откладываются в течение всего теплого времени года, но более интенсивно весной. Представители этого вида мало устойчивы к загрязнению воды, отрицательно относятся к высокой температуре; распространены главным образом в текучих чистых водоемах. В отличие от большинства палеоарктических пиявок, не впадают зимой в анабиоз. Питаются кровью различных костистых рыб и бесчелюстных, после насыщения обычно оставляют их. Известны случаи, когда при массовой инвазии этой пиявкой гибло огромное количество молоди рыб. Вид широко распространен в Палеоарктике, однако редок или отсутствует в Средиземноморской подобласти. В Северную Америку завезен с карпами.

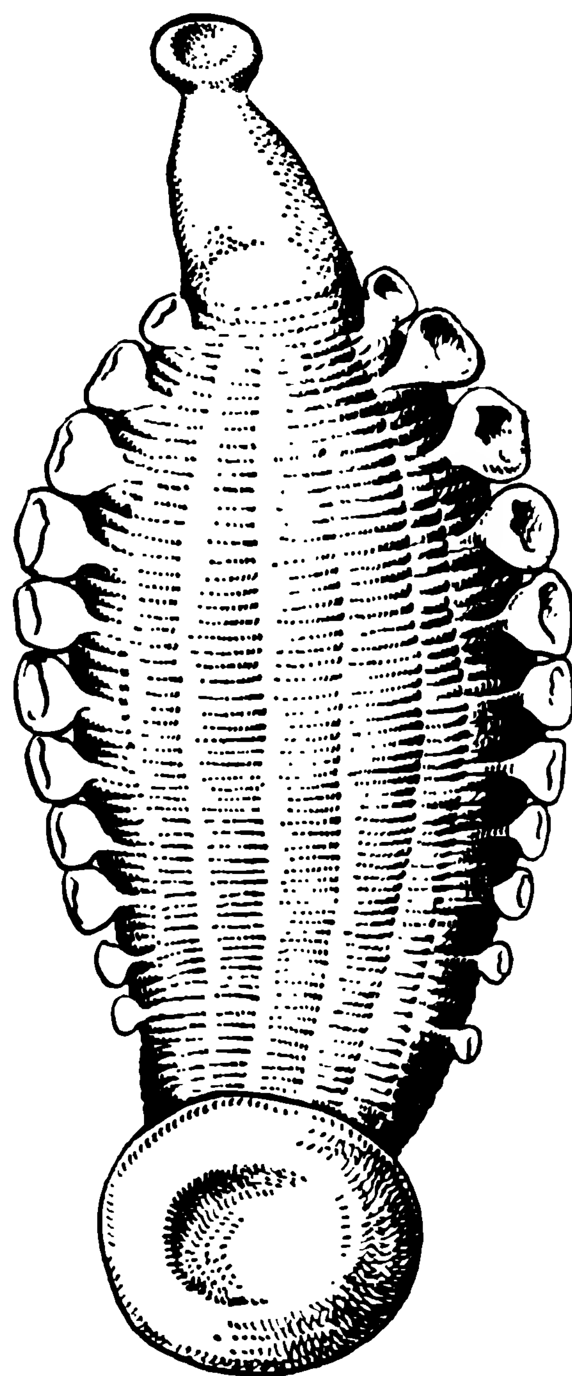


Рис. 350. Рыбья пиявка лимнотрахеобделла — Limnotracheobdella sinensis.

Вид с брюшной стороны, по бокам тела — боковые пузыри.

К палеоарктическим видам рода Piscicola принадлежат еще две ихтиобделлиды — P. fasciata и P. respirans, которых до последнего времени относили к роду Cystobranchus. Первый вид — крупная ихтиобделлида (длина до 75 мм, ширина до 8 мм) с уплощенным телом и очень большой задней присоской, по окраске тела похожа на P. geometra. Длительное время проводит на сомах (преимущественно крупных) — с лета до весны следующего года, когда оставляет их для откладки коконов. Особенно многочисленна в дельте Волги (где с одной рыбы иногда снимали до 200 пиявок), обитает в реках Кура, Урал, Азово-Черноморского бассейна и встречается в водоемах, близких к последнему. Второй вид меньшей величины, чем первый (длина до 30—40 мм, ширина до 6 мм). Обитает преимущественно на форели в водоемах горных систем Центральной Европы, возможно нахождение на западе Украины, так как эта ихтиобделлида многократно была указана для горных водоемов Польши и Румынии. Интенсивность заражения ею рыб часто очень большая (50—100 экземпляров на одной рыбе), что может приводить к гибели форелей.

Большой интерес представляет ихтиобделлида Caspiobdella fadejewi — недавно описанная, которую много лет принимали за Piscicola geometra. Исследования наружного и внутреннего строения этой пиявки показали, что она сильно отличается от последней и близка к пиявкам, которые обитают в Каспийском море. C. fadejewi — маленькая ихтиобделлида (максимальная длина 13—14 мм, ширина 2,5 мм). Задняя присоска невелика (диаметр не превышает наибольшую ширину тела). Окраска тела яркая: светлая спина, темные или почти черные прерывистые полосы по бокам, брюхо темно-серое. Строение пищеварительного и полового аппаратов похоже на строение тех же аппаратов у каспийских ихтиобделлид, но иное, чем у видов Piscicola. Сосет кровь разных рыб, но чаще встречается на лещах, иногда в очень большом количестве. Широко распространена в реках Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов. В последние годы сильно размножилась в некоторых водохранилищах, в частности в Рыбинском, где она встречается чаще P. geometra. C. fadejewi очень близка к C. caspica, обитающей только в Каспийском море, от которой отличается более яркой окраской и приспособлением к жизни в пресных, а не в солоноватых водах. Вероятно, что она подвид C. caspica.

Из рода Cystobranchus, который упоминался выше, в Палеоарктике обитает только один вид — C. mammillatus. Эта ихтиобделлида средних размеров (длина 20—35 мм, ширина 3—7 мм). Тело ее четко разделено на переднюю, более узкую часть — «шею» и заднюю, более широкую часть — «туловище». Задняя присоска велика. Глаза, как правило, редуцированы в связи с почти постоянным пребыванием этой пиявки в жаберной полости налима, которого она покидает во время периода размножения. Распространена в северной половине Европы и в Сибири до Енисея, где она заходит на юг дальше, чем в Европе.

У видов рода Limnotrachelobdella разделение тела на два отдела выражено лучше, чем у предыдущего вида. Особенно резко оно заметно у L. sinensis (рис. 350) — крупной ихтиобделлиды (длина до 40 мм, ширина до 12,3 мм) с мощной задней присоской и очень большими боковыми пузырями, придающими очень характерный вид этой пиявке, паразитирующей на сазанах и более редко — на карасях. В озере Ханка она особенно часто встречается на рыбах весной и сильно истощает их, в августе и сентябре ее на рыбах не находили. В настоящее время часто практикуются перевозки некоторых рыб с Дальнего Востока для разведения в разных районах страны, и необходимо принимать меры против заноса с ними раз-

ных паразитов. Между тем имел место случай, когда вместе с рыбами попала в Литву такая крупная пиявка, как описываемая трахелобделла, что свидетельствует об отсутствии элементарного профилактического надзора со стороны организаторов данной перевозки рыб. L. sinensis обнаружена в СССР (озеро Ханка, река Амур у Благовещенска и Хабаровска), МНР, КНР. В Японии и на юге КНР не найдена.

Другой вид того же рода — L. turkestanica. В отличие от предыдущего вида — пиявка небольших размеров (длина до 20 мм, ширина 7 мм), задняя присоска мала. Паразитирует на поверхности тела и плавниках усача и маринки (зараженность может достигать до 25 экземпляров на одной рыбе). Распространена в Амударье и Сырдарье и некоторых их притоках, в опресненных участках Аральского моря.

Особый интерес вызывают ихтиобделлиды Байкала, которые являются не только эндемичными видами, но и выделены в эндемичные роды (как и эндемичные байкальские глоссифониды). Один из них — Baicalobdella torquata (рис. 351), маленькая пиявка (длина до 11 мм, ширина до 3 мм). Тело уплощенное, разделено на «шею» и «туловище», задняя присоска мала. Окраска варьирует от светло-зеленой до светло-ржавой, бывает совсем светлая; глаза есть. Обычна в литорали озера, где часто ведет свободный образ жизни; цикл одногодичный. Сосет кровь бокоплавов и бычков, зараженность обеих групп хозяев большая. B. torquata — единственная из пяти эндемичных байкальских пиявок, которая до постройки плотин встречалась в Ангаре в большом количестве на расстоянии не менее 220 км от истока. После зарегулирования реки стала редка даже на участках, близких к озеру, т. е. выше Иркутской плотины, что свидетельствует о высокой чувствительности байкальских эндемиков даже к незначительным загрязнениям воды. Эта глоссифонида находится в родстве с описанными выше видами лимнотрахелобделл.

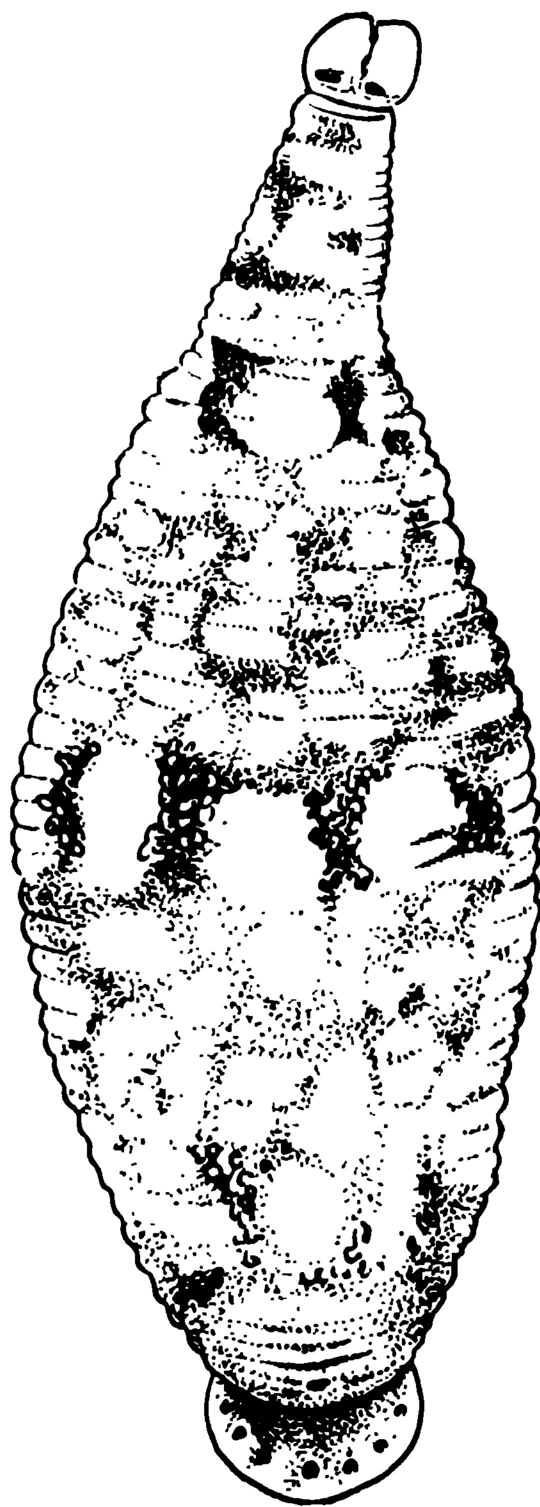


Рис. 351. Байкальская эндемичная рыбья пиявка байкалобделла — Baicalobdella torquata (вид со спинной стороны).

Другая эндемичная ихтиобделлида Байкала — Codonobdella truncata (рис. 352) — по ряду признаков отличается от B. torquata. Величина ее значительно больше (длина до 27 мм, ширина до 2,5 мм). Форма тела почти цилиндрическая и своеобразная. Небольшая задняя присоска ориентирована перпендикулярно к продольной оси тела (как у акантобделл). Кожа покрыта хорошо развитыми сосочками (у байкалобделл кожа гладкая). Распространена в озере до глубины 1100 м, очень чувствительна к повышению температуры и даже к небольшому загрязнению воды.

Настоящие пресноводные ихтиобделлиды, кроме Палеоарктики, обитают только в Неоарктической области, где зарегистрировано десять их видов. Для Неотропической и Эфиопской областей указано по одному виду, для Индо-Малайской области — пять видов, однако все эти виды — эвригалинные формы, по-видимому, родственные морским пиявкам. В Австралийской области не найдено ни одной пресноводной ихтиобделлиды.

В Мировом океане обитает не менее 85 видов ихтиобделлид. Согласно исследованиям В. М. Эпштейна фауна этих пиявок может быть разделена по составу между районами: моря Северного Ледовитого океана — 13 видов; Атлантический океан, от юго-западного побережья Гренландии, берегов Исландии, побережья Швеции и Норвегии до Средиземного моря и берегов Флориды — 26 видов; Тихий океан, от Берингова пролива до японских островов включительно (по азиатскому побережью и до Калифорнии), по североамериканскому побережью — 23 вида; тропические моря — 20 видов; субтропические районы южного полушария и субантарктические районы — 12 видов; антарктические моря — 8 видов. Следует иметь в виду, что ряд видов встречаются не в одном, а в двух и больше районах. Морские ихтиобделлиды питаются за счет разных морских животных: хрящевых и костистых рыб, ракообразных (мизиды, креветки, крабовидные и др.) и многоколенчатых (пантоподы). Ряд видов почти всю жизнь проводят на одном хозяине, а на хозяевах, имеющих твердые покровы, откладывают коконы. Величина рассматриваемых видов колеблется от малой (длина тела — несколько миллиметров) до очень большой (длина до 200 мм, какую имеет, например, Pontobdella muricata, паразитирующая на скатах в районе от Средиземного моря до Гренландии). На огромных камчатских «крабах» (Paralithodes camtschatica), находящихся в родстве с раками-отшельниками, а не с настоящими крабами, тоже паразитирует большая (длина до 125 мм) ихтиобделлида Carcinobdella cuclostoma (рис. 353). На одном из видов тресковых рыб паразитирует не маленькая (длина до 43 мм) ихтиобделлида Levinsenia rectangulata (рис. 353). Особого внимания заслуживает упомянутая выше

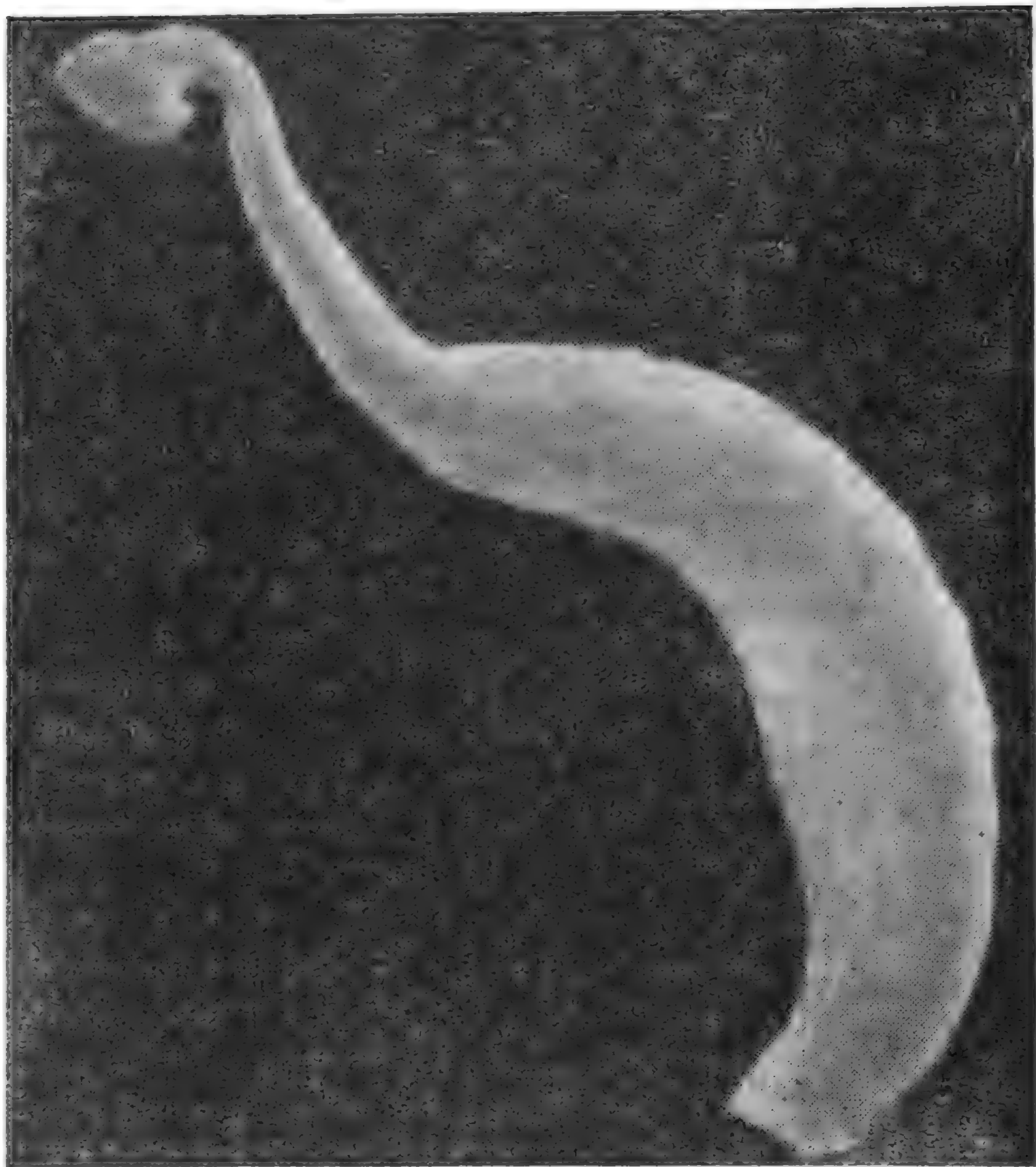


Рис. 352. Байкальская эндемичная рыбья пиявка кодонобделла — Codonobdella truncata (вид сбоку).

фауна ихтиобделлид антарктических морей, виды которой имеют ряд приспособлений к жизни, размножению и развитию в ледяной воде; некоторые из них паразитируют на белокровных рыбах, кровь которых почти лишена эритроцитов.

ОТРЯД БЕСХОБОТНЫЕ ПИЯВКИ (ARHYNCHOBDELLEA)

Бесхоботные пиявки — крупные (длина свыше 100 мм) или средних размеров (длина до 50—70 мм). Глаза расположены по краю переднего конца тела. Хобота нет, в начале пищеварительного аппарата имеются три челюсти или их рудименты. Число колец в сомите — пять, у ряда глоточных пиявок благодаря добавочным бороздам оно может значительно увеличиваться. Большинство видов обитает в пресноводных или солоноватоводных водоемах, морских форм нет, меньшинство — наземные организмы, некоторые обитают в почве.

Семейство *челюстные пиявки*, или *гирудиниды* (Gnathobdellidae) — черви, как правило, больших размеров, значительно реже — средних. Количество глаз — в основном пять пар (рис. 344), расположенных по краю переднего конца тела, сомит пятиколечный, челюстей три. Оплодотворение совершается посредством совокупительного органа. Коконы с губчатыми стенками откладываются водными видами выше уреза воды, а наземными видами — в почве. Представители этого семейства сосут кровь позвоночных животных, заглатывают целиком или по частям мелких животных (главным образом беспозвоночных, иногда позвоночных малых размеров).

Пиявка медицинская (Hirudo medicinalis) — крупный червь: длина тела 120 мм, ширина 10 мм; максимальная величина может быть значительно большей. Окраска тела очень изменчива — от очень темной до светлой, на спинной стороне характерный узор, образуемый продольными полосками (цв. табл. 61); брюхо пестрое, вдоль боков тела желтые полосы. Тело плотное, обычно усыпанное мелкими сосочками. Задняя присоска большая (диаметр ее равен половине наибольшей ширины тела). Пищеварительный аппарат очень дифференцирован (рис. 345), число зубчиков на каждой челюсти 70—100, железы, выделяющие гирудин, сильно развиты. В естественных условиях пиявка медицинская питается за счет земноводных и млекопитающих. В природе медицинские пиявки достигают половозрелого состояния, по-видимому, только на третьем году жизни и размножаются ежегодно один раз, в летнее время. Известный специалист по пиявкам, советский ученый Г. Г. Щеголев разработал вместе со своими сотрудниками эффективную систему выращивания медицинских пиявок в лабораторных условиях, которая обеспечивает получение половозрелых червей через 12—18 месяцев, размножающихся в любое время года. Коконы (цв. табл. 61) овальной формы (средняя длина около 20 мм, ширина около 16 мм); рыжевато-серая оболочка образована переплетающимися волокнами, и они похожи на коконы тутового шелкопряда. Яйца малы (диаметр около 100 мкм), количество их в одном коконе достигает 15—20. Зародыши развиваются за счет питательной жидкости, наполняющей кокон; продолжительность их развития 30—45 дней. Вылупившиеся пиявочки очень малы (длина тела 7—8 мм, масса 0,02—0,03 г), челюсти их еще слабы, они могут прокусывать только кожу земноводных. В лабораторных условиях их выкармливают на сгустках крови млекопитающих. Продолжительность жизни медицинских пиявок в природе не выяснена, в лабораторных условиях они доживали до шестилетнего возраста, но этот срок нельзя считать предельным. Обитают эти пиявки в небольших стоячих, редко — в малых текучих водоемах равнин. Переносить пересыхание водоемов могут только в условиях очень влажного климата (например, в некоторых местах Западной Грузии), когда грунт остается влажным. Медицинские пиявки быстро реагируют на механические, химические и другие раздражения, что помогает им отыскивать жертв (животных и людей), кровь которых они сосут.

H. medicinalis — вид южного происхождения, для Эфиопской зоогеографической области ука-

зано девять видов того же рода. На севере Африки, в Испании и Италии встречается очень близкий к ней вид — H. troctina. В Западной Европе H. medicinalis распространена в значительном количестве на южных полуостровах этой части Земли, а также севернее — до Франции, Венгрии и Румынии включительно. Далее при продвижении на север этот вид становится все более редким, хотя единичные находки зарегистрированы даже на юге Скандинавского полуострова. В пределах нашей страны медицинская пиявка распространена на юге европейской части, в Закавказье и в Средней Азии (за исключением Туркменистана). Северная граница ареала проходит в Восточной Европе значительно южнее, чем в Западной Европе; в Сибири, за исключением отдельных находок на юго-востоке, H. medicinalis отсутствует. Таким образом, в распространении описываемой пиявки ведущую роль играет температурный фактор. В связи с тем, что вновь возросло использование медицинских пиявок при лечении разных заболеваний, необходимо охранять их от чрезмерного вылова и принимать меры против уничтожения водоемов, в которых они водятся.

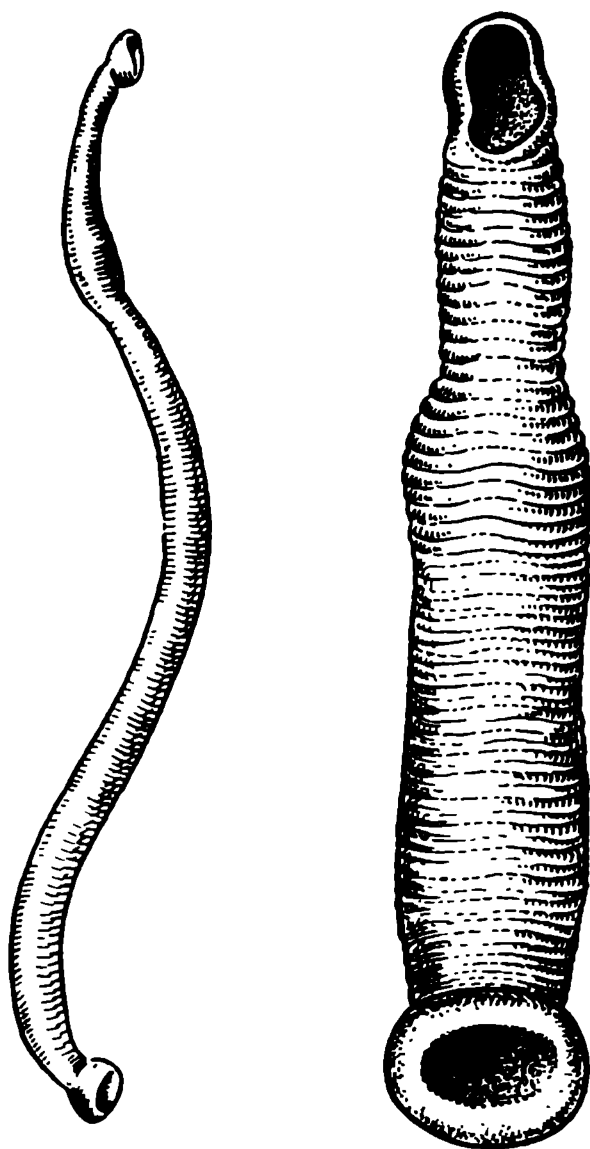


Рис. 353. Морские рыбьи пиявки:
слева — Carcinobdella cyclostoma (вид сбоку), *справа* — Levinsenia rectangulata (вид с брюшной стороны).

Конская, или *нильская*, *пиявка* (Limnatis nilotiea) — челюстной кровососущий червь. По своему строению она во многом сходна с медицинской пиявкой и в то же время четко от нее отличается. Максимальная длина около 100—120 мм, ширина 10—15 мм, но большинство взрослых особей меньшего размера. Спина коричнево-рыжая с зеленоватым отливом, одноцветная, иногда со светлой полосой вдоль средней продольной линии спинной поверхности; брюхо синевато-лиловое, более темное, чем спина (цв. табл. 61). Тело мягкое, вялое, с гладкой поверхностью, скользкое благодаря выделению большого количества слизи. Эти свойства облегчают пиявкам проникновение в начальные отделы пищеварительной и дыхательной систем млекопитающих и людей, где они могут оставаться длительное время прикрепленными хорошо развитой задней присоской к слизистой оболочке органов и сосать кровь. Челюсти более слабые, чем у медицинской пиявки, зубчики более тупые и число их вдвое меньше, чем у последней, поэтому прокусить кожу они не в состоянии. Анальное отверстие маленькое. Размножение происходит летом; коконы похожи на таковые медицинских пиявок, но меньшей величины, оболочка их темно-коричневая. Продолжительность жизни, по-видимому, несколько лет. Обитают преимущественно в источниках и связанных с ними текучих (ручьи, речки) и стоячих водоемах (ямы, рвы и др.). Млекопитающие и люди заражаются пиявками при питье воды из водоемов, что влечет за собой большую потерю крови, а в некоторых случаях даже смертельный исход в связи с закупоркой этими червями дыхательных путей.

Виды рода Limnatis широко распространены в Эфиопской области, где их насчитывается вместе с L. nilotica около 14 видов. На Американском континенте, в Индо-Малайской и Австралийской областях виды этого рода отсутствуют. Описываемая пиявка распространена почти во всех странах Средиземноморской подобласти Палеоарктики, от Алжира и Пиренейского полуострова на западе до Афганистана и Пакистана на востоке. В некоторых из этих стран она настоящий бич для домашних млекопитающих и людей. В нашей стране обитает в Закавказье и Средней Азии (в отдельных местах в большом количестве).

Большая ложноконская пиявка (Haemopis sanguisuga) — крупный червь: средняя длина около 100 мм, ширина около 15 мм, но встречаются особи и больших размеров — длиной до 150 мм, шириной до 25 мм. Очень активная пиявка, обитающая в пресноводных (особенно стоячих) водоемах (цв. табл. 61). Название ее объясняется тем, что в начале изучения пиявок ее путали с конской пиявкой (Limnatis nilotica), которая сосет кровь разных млекопитающих, в частности лошадей. Значительно чаще ее принимают за медицинскую пиявку, хотя различить оба вида нетрудно. Спинная поверхность ее тела черная, однотонная, иногда с темными пятнами, беспорядочно разбросанными; у совсем молодых пиявок они располагаются в виде упорядоченного рисунка, который, однако, не похож на рисунок, характерный для H. medicinalis (цв. табл. 61). Желтые полосы по краям тела встречаются у H. sanguisuga очень редко, брюхо светло-серое, иногда с черными, беспорядочно разбросанными пятнышками. Задняя присоска мала (значительно меньше наибольшей ширины тела). Тело мягкое. Эта хищная пиявка способна пожирать целиком или частями довольно крупных беспозвоночных или — редко — небольших позвоночных животных. Рот и глотка, стенки которой складчатые, способны сильно расширяться; число зубчиков на каждой челюсти 7—18, они тупые. Как отмечалось раньше, желудок имеет только одну пару отростков. Анальное отверстие большое. Размножение происходит в течение всего теплого времени года. Коконы похожи на тако-



Рис. 354. Наземные челюстные кровососущие пиявки гемадипсы (Haemadipsa).

вые медицинской пиявки, но меньших размеров (12—15 мм), с менее плотными стенками. H. sanguisuga нельзя содержать вместе с искусственно разводимыми медицинскими пиявками, так как она их поедает.

H. sanguisuga чаще всего встречается в небольших стоячих пресноводных водоемах, но попадается и в прибрежной полосе озер и рек; ее можно обнаружить и в горных потоках (например, в Карпатах). Она распространена во всей Палеоарктике, но к северу, особенно к северо-востоку, становится все более редкой. Встречается во всей Сибири (за исключением субарктических районов), но никогда не бывает такой многочисленной, как в южной половине европейской части СССР и Кавказа. Виды того же рода хорошо представлены в Северной Америке. В южных зоогеографических областях близких к ней видов нет.

К челюстным хищным пиявкам относится Whitmania laevis, крупные особи которой могут достигать в длину 135 мм, в ширину около 30 мм, но встречаются и более мелкие экземпляры. В пределах СССР она обитает только в водоемах средней части бассейна реки Амура (у Благовещенска) и, по-видимому, довольно часто встречается в мелких небольших водоемах на юге Приморского края. Эта темно-рыжая пиявка имеет сложный, очень изменчивый рисунок на спине, состоящий из продольных линий; передний конец тела очень сужен. Рот ее мал, челюсти маленькие, узкие, зубчики на них почти не развиты и заменены хитиноподобными тонкими пластиночками. Глотка и желудок узкие, анальное отверстие маленькое. Судя по строению пищеварительного аппарата, эта пиявка питается мелкими беспозвоночными животными. W. laevis и близкие к ней виды распространены в Китае, Японии и Южной Азии и причисляются к типичным для Индо-Малайской области видам.

Таким образом, в Палеоарктике всего два вида челюстных хищных пиявок, обитающих в воде, хотя и склонных к амфибиотическому образу жизни; в Неоарктической области таких видов восемь, в Неотропической — девять, в Эфиопской — один, в Индо-Малайской — три, в Австралийской, возможно, их нет. Настоящие наземные челюстные пиявки широко распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, где они обитают в кустарниках, нападают на млекопитающих и людей и сосут кровь. Влажный климат указанных регионов благоприятствует их существованию. Особенно известен род Haemadipsa (рис. 354), насчитывающий значительное количество видов. Кроме того, наземные пиявки живут в Австралии, на Мадагаскаре, в Южной и Центральной Америке, некоторые из них встречаются и в горных местностях. Два вида таких пиявок, принадлежащих к роду Xerobdella, обнаружены в восточных районах Альп (Италия, Австрия, Югославия). Высказывалось мнение, что ксеробделлы сосут кровь саламандр, распространенных в горах. Однако впоследствии было доказано, что эти пиявки поедают главным образом почвенных олигохет, а также обитающих в почве личинок некоторых насекомых. Больших червей они своими челюстями разъединяют на куски и затем высасывают. Ксеробделлы охотятся ночью, днем прячутся в неглубоких ямках под слоем листьев. Как и другие наземные челюстные пиявки, сосущие кровь, они меньших размеров, чем водные челюстные пиявки (длина 37—65 мм, ширина 3—5 мм).

Семейство *глоточных пиявок*, или *герпобделлид* (Herpobdellidae, или Erpobdellidae),— черви чаще всего средних размеров, реже — больших. Глаз четыре пары (рис. 344). Первоначальное и характерное для большинства видов количество колец в сомите — пять, возрастающее почти у всех крупных представителей семейства до 8—11. Описываемые пиявки поедают мелких беспозвоночных животных. Особенности их пищеварительной системы описаны выше в характеристике класса. Оплодотворение этих пиявок наружно-внутреннее при помощи сперматофоров, прикрепляемых в лю-

бом месте наружных покровов тела партнеров. Оплодотворенные яйца откладываются в коконах, имеющих хитиноидные стенки желто-коричневого цвета, прикрепляемых к разным субстратам. Развивающиеся зародыши потребляют питательную жидкость, наполняющую коконы. Обитают взрослые особи преимущественно в пресноводных водоемах, встречаются в слабосолоноватых водах, но никогда не живут в океанах и связанных с ними морях. Ряд видов приспособлен к жизни в почве во влажных регионах.

В Палеоарктике наиболее распространены и часто встречаются в большом количестве виды рода Herpobdella (Erpobdella, или Nephelis) — пиявки средних размеров, из которых прежде всего нужно отметить H. octoculata. Типичная форма этого вида имеет на темном фоне спины поперечные ряды желтых пятнышек, лучше заметных на одном из колец сомита. Однако окраска ее очень изменчива, вплоть до почти полного исчезновения темного пигмента и желтых пятнышек. Пиявки с разными вариациями окраски могут встречаться в одном и том же водоеме, но установлено, что в некоторых частях ареала вида обитают только определенные варианты, например в Закавказье попадаются только депигментированные особи. Обычная длина этих *герпобделл* 30—40 мм, но в ряде водоемов бассейна Амура преобладают особи, длина которых достигает 70—80 мм, а в озере Севан живут только мелкие особи, длина которых не превышает 17 мм. Цикл жизни двухгодичный, размножение, как правило, приурочено к теплому времени года. H. octoculata — самая распространенная пиявка Палеоарктики, в большинстве мест которой значительно преобладает над другими широко распространенными видами пресноводных пиявок. Эта пиявка обитает как в стоячих водоемах, где ее популяции достигают наибольшей численности, так и в реках, в которых она обычно встречается чаще других видов пиявок. В лужах, даже в тех, которые пересыхают не каждый год и дно их достаточно влажное, H. octoculata, по-видимому, не живет. Доказано, что в Карпатах, в горных потоках, чаще попадается близкая к ней H. monostriata.

Два других вида герпобделл — H. nigricollis и H. testacea — имеют одноцветную окраску спины. У первой благодаря прозрачности покровов тела видны темнопигментированные головные нервные узлы и брюшная нервная цепочка. Она обитает в разных стоячих водоемах, значительно реже в реках. У второй окраска темная, покровы тела непрозрачны, предпочитает болотистые водоемы. Это почти единственная из палеоарктических пиявок, могущая жить в дистрофных водоемах, богатых гуминовыми веществами. Географическое распространение обоих герпобделл несравненно более узкое, чем H. octoculata: их нет во всей Восточной Сибири, на Кавказе и в ряде мест

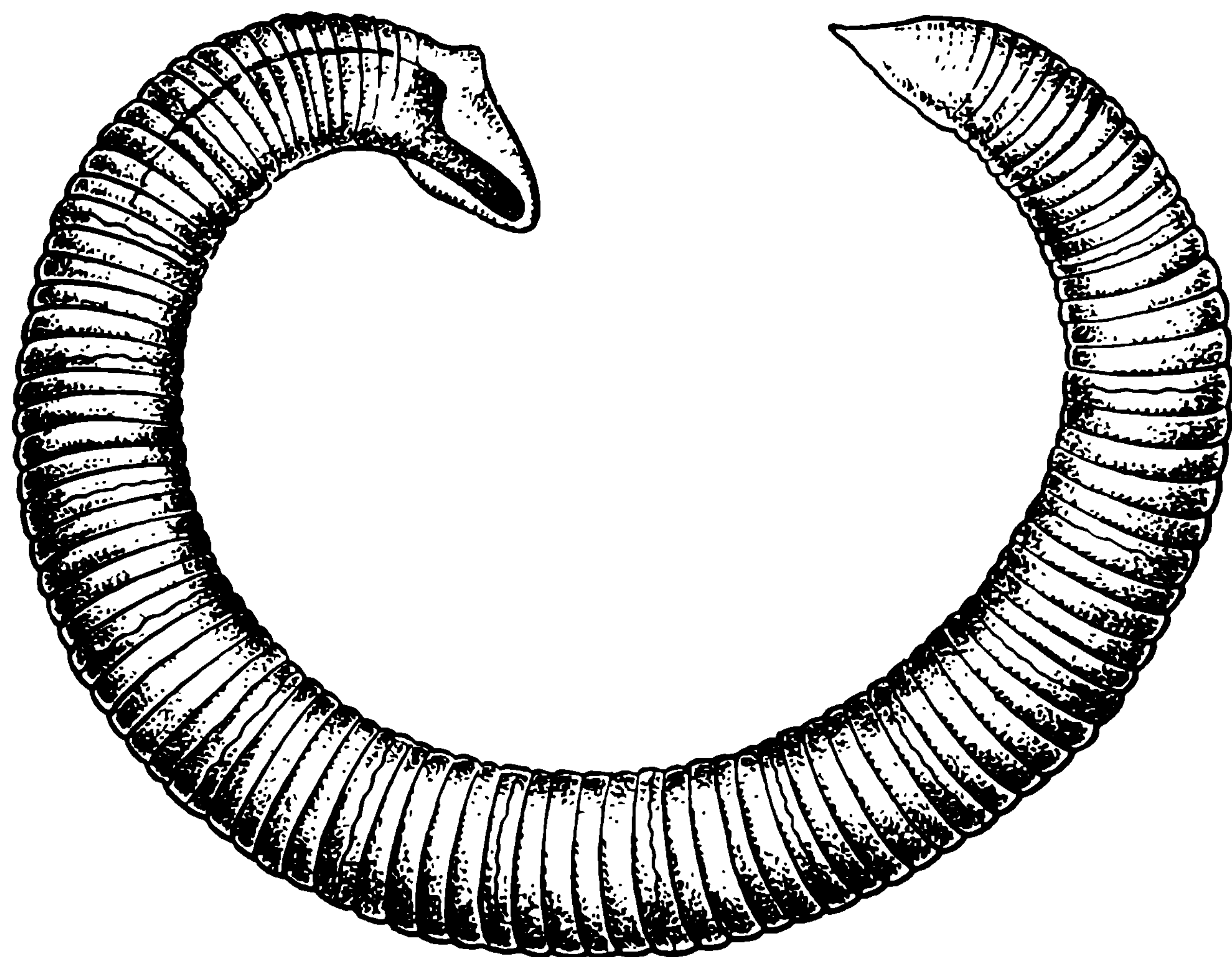


Рис. 355. Каспийская пиявка археобделла — Archeobdella esmonti (вид сбоку).

на юге Палеоарктики. Интересно, что H. nigricollis довольно многочисленна в Коми АССР. Из трех видов герпобделл, которые тяготеют к южной части Палеоарктики, самая распространенная и своеобразная в экологическом отношении H. lineata. Она обитает в пересыхающих водоемах, дно которых, однако, после исчезновения свободной воды сохраняет достаточную влажность; может встречаться и в биотопах постоянных водоемов, которые высыхают. Эта пиявка многочисленна в разных частях Средиземноморской подобласти Палеоарктики; в Западной Европе она заходит далеко на север, но встречается там редко, а в Восточной Европе ее северная граница проходит южнее; в Сибири и на Дальнем Востоке ее нет.

Южным видом в пресноводной фауне СССР является H. stschegolewi, близкий по строению тела к H. lineata. В большом количестве найден в южной половине Крыма и в речках, впадающих в Черное море (район Нового Афона). В родстве с H. lineata находится и H. absoloni, обитающая в пещерных водоемах Югославии, Болгарии и в нашей стране (в Западной Грузии). Эта пиявка в связи с обитанием в темноте не имеет глаз; цвет ее тела белый.

Широко распространенная в Каспийском и Азовском морях и в устьях рек, впадающих в эти моря и Черное море, Archeobdella esmonti (рис. 355) тоже входит в одну группу герпобделлид. Она постоянно обитает в иле, где передвигается в поисках пищи без использования присосок, а лишь посредством работы кожно-мускульного мешка. В связи с таким специфическим образом жизни у археобделлы атрофировались глаза, от присоски осталась небольшая пластинка, окраска тела грязновато-белая, изменился ряд

других признаков. Название этого вида в переводе означает «древняя пиявка», что лишено основания, так как, несомненно, она принадлежит к семейству глоточных пиявок, появившихся в результате длительной эволюции подкласса настоящих пиявок.

К большим герпобделлидам, о которых упоминалось в характеристике этого семейства, относятся три палеоарктических вида. Более примитивная из них Fadeyenobdella quinqueannulata. Длина ее достигает 136 мм, сомит состоит из пяти колец, как и у пиявок рода Herpobdella. Эта светло-коричневая или темно-серого цвета пиявка была описана только в 1929 г., хотя она в большом количестве водилась в полупересыхающих или пересыхающих не каждый год водоемах в окрестностях Харькова. Вероятно, ее раньше принимали за большую ложноконскую пиявку, хотя она настоящая глоточная пиявка, а не челюстная. Яйца эта пиявка откладывает в удлиненные хитиноидные коконы, прикрепляемые к широким листьям водных растений или к другим субстратам. Кроме окрестностей Харькова, она найдена в аналогичных условиях в Черниговской, Днепропетровской и Ростовской областях. Под Харьковом водоемы, в которых она водилась в изобилии, уничтожены или коренным образом изменены, что привело к исчезновению этого интересного в экологическом и филогенетическом отношениях вида,— по-видимому, реликта сравнительно древней фауны.

Две другие большие герпобделлиды принадлежат к роду трохет (Trochaeta). Одна из них, T. subviridis, описана еще в начале прошлого столетия. Черви этого вида достигают в длину 120—150 мм, в ширину 8—10 мм, но встречаются и гиганты длиной до 240 мм, шириной 13 мм. Они живут в небольших водоемах (чаще текучих) и проникают в поисках дождевых червей глубоко в грунт прибрежной полосы водоемов. T. subviridis в большом количестве обитает в южных странах Европы и часто встречается севернее (от Великобритании до Румынии); на территории нашей страны обнаружена в большом количестве в пойме Днестра (около Одессы). Другая трохета — T. bykowskii — тоже крупная пиявка (длина 100—140 мм, ширина 6—10 мм). Обитает преимущественно в горных текучих водоемах, но попадается и в водоемах, расположенных на небольшой высоте. Распространена от Великобритании до Афганистана, в Северной Европе отсутствует. В СССР обнаружена в Карпатах, Крыму и на Кавказе, но изучена недостаточно.

Настоящими наземными пиявками являются виды рода Orobdella, которые обитают в почве (под опавшими листьями, во мху, в сырой земле), преимущественно в горных местностях, но на небольшой высоте. Окраска ослаблена, глаза частично редуцированы (обычно остаются два глаза). Форма тела более или менее цилиндрическая, что выгодно для продвижения в почве. Задняя присоска значительно редуцирована, поскольку эти пиявки при передвижении в почве не пользуются присосками. Известно три вида, из которых один — O. whitmani — обнаружен в почве в Приморском крае (юго-западные отроги Сихотэ-Алиня). Длина ее около 50 мм. Этот и два других вида обитают в горных местах Японии.

ТИП ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ (TENTACULATA)

К типу щупальцевых относятся три класса беспозвоночных: *форониды* (Phoronoidea), *мшанки* (Bryozoa) и *плеченогие* (Brachiopoda). Эти классы занимают как бы промежуточное положение между *первичноротыми* и *вторичноротыми*. По наличию вторичной полости тела (ц е л о м) они близки к кольчатым червям, отличаясь от них малосегментностью. Назовем общие черты организации, позволяющие объединить их в тип щупальцевых: 1. Тело расчленено нечетко и слагается из трех сегментов. Первый — ротовая полость, или э п и с т о м. Второй сегмент несет ротовое отверстие и окружен венчиком щупалец, в которые заходят отростки целома; щупальца сидят на щупальценосце, который нередко (но не всегда) имеет форму подковы. Третий отдел целома является собственно туловищным. Он охватывает бо́льшую часть тела. 2. Полость тела вторичная — целом распадается на отделы, соответственно трем названным отделам тела. 3. Кишечник образует петлю, и анальное отверстие находится на переднем конце, близ ротового отверстия. 4. Кровеносная система имеется, но может претерпевать редукцию. 5. Половые железы образуются в туловищном целоме. 6. Органы выделения представлены одной или двумя парами нефридий; иногда могут быть вторично редуцированы.

Несмотря на черты сходства, названные три класса существенно различаются, что дает основание некоторым исследователям рассматривать их как самостоятельные типы.

КЛАСС ФОРОНИДЫ (PHORONOIDEA)

Форониды — очень небольшая, охватывающая всего несколько видов группа морских донных одиночных животных.

Живут форониды в трубочках из органического вещества, обычно инкрустированных песчинками, образуя скопления — дерновинки из переплетающихся, но не соединенных особей (рис. 356, *2*). Из трубочки высовывается только передний конец животного, несущий сложный, двойной, спиральный щупальцевый аппарат (рис. 356, *4*).

П о л о с т ь т е л а вторичная. Кишечник начинается ротовым отверстием внутри спирали щупальцевого аппарата (рис. 356, *4*), проходит вдоль всего тела до заднего конца, поворачивает обратно и открывается анальным отверстием вне трубочки (рис. 356, *1*). Питаются форониды различными микроорганизмами и частичками детрита, отфильтрованными щупальцевым аппаратом из окружающей воды.

У форонид имеется замкнутая к р о в е н о с н а я с и с т е м а, состоящая из спинного и брюшного сосудов. Спинной сосуд сокращается, и кровь течет от заднего конца к переднему.

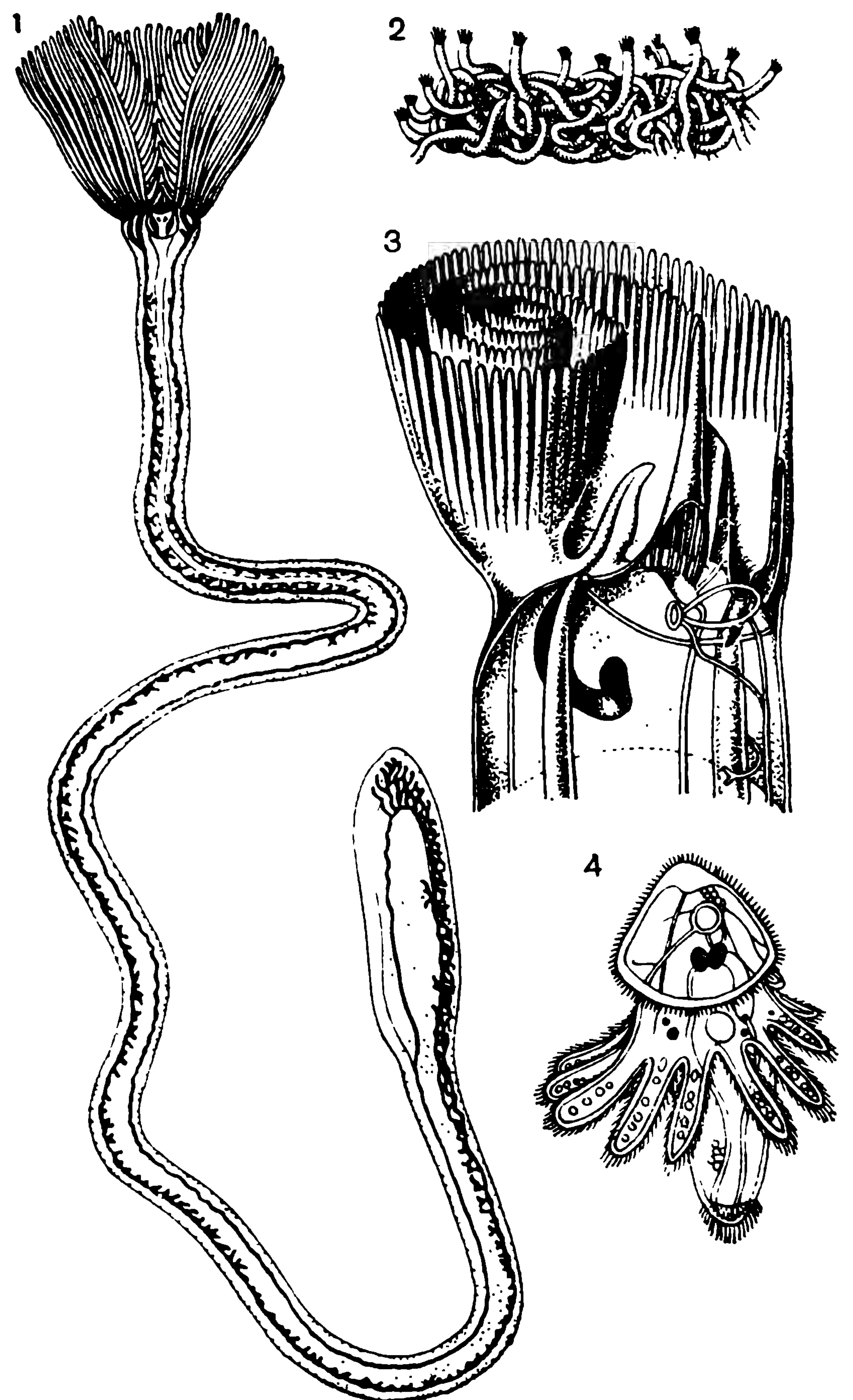


Рис. 356. Различные виды форонид:

1 — Phoronis sp. (крупный экземпляр из Охотского моря); *2* — группа особей Phoronis sp., образующая характерные для всего класса дерновинки, видны выпяченные из трубок передние концы с щупальцевидным аппаратом (Черное море); *3* — передний конец Phoronis sp., виден спирально закрученный щупальцевидный аппарат и эпистом, ниже свисает в полость тела метанефридий; *4* — личинка форонид актинотроха.

В заднем конце сосуды переходят один в другой (рис. 356, *1*).

Выделительными органами является пара метанефридиев, открывающихся воронками в полость тела. Наружу продукты выделения выводятся через отверстия в переднем конце тела (рис. 356, *3*), они же служат для выведения половых продуктов, образующихся в заднем конце тела. Форониды — гермафродиты.

Нервная система очень примитивная, но, по-видимому, эта примитивность первичная, а не связанная с неподвижным образом жизни форонид. Имеются подкожные нервные сплетения диффузного типа, и только в переднем конце тела этих животных, между ротовым или анальным отверстиями, образуется более плотное нервное сплетение.

Развитие происходит с резко выраженным метаморфозом: имеется своеобразная личинка — *актинотроха* (рис. 356, *4*), которая сначала свободно плавает в планктоне, а затем после сложного превращения из нее развивается взрослое животное. Надо отметить, что развитие форонид из личинки до взрослого животного было исследовано великим русским биологом И. И. Мечниковым (1845—1916), который в начале своей научной деятельности был зоологом-эмбриологом.

Форониды распространены во всех морях. Излюбленным субстратом, на котором они образуют свои дерновинки, являются мертвые раковины моллюсков («ракуша»). Соленость, по-видимому, не лимитирует распространение форонид, так как у нас в Черном море, даже в его опресненных частях, они встречаются. Более отрицательно форониды относятся к низкой температуре, так как в северных морях они не найдены.

В период размножения актинотрохи могут быть массовой формой планктона, как это бывает, например, у нас в Черном море.

Положение форонид в системе животного мира до сих пор неясно. Некоторые исследователи сближают их, а некоторые даже соединяют с мшанками. Форониды, по-видимому, очень древняя группа, правда, в связи с отсутствием у них скелетных элементов они плохо сохраняются в ископаемом состоянии, но есть данные, позволяющие считать, что они существовали даже в древнем палеозое.

Практического значения форониды не имеют.

КЛАСС МШАНКИ (BRYOZOA)

Мшанки — своеобразная группа, в которой насчитывается около 4 тыс. видов. В основном это неподвижные сидячие животные. Однако среди них встречаются и отдельные подвижные формы. Например, пресноводная Cristatella mucedo, червеобразные колонии которой имеют широкую мускулистую подошву; при ее помощи они медленно ползают по подводным предметам, например по стеблям водных растений (рис. 357, *14*). Скорость движения Cristatella — около 1—15 мм в день. Могут двигаться и молодые колонии Lophopus, Lophopodella и Pectinatella.

Положение мшанок в системе животного мира было долгое время неясным. Прежние авторы (Линней и др.), основываясь на чисто внешнем сходстве, относили их к кишечнополостным: имеющих мягкий скелет — к гидроидам, а известковый — к кораллам. Детальное изучение мшанок показало, что они построены значительно сложнее, чем полипы. Наличие у них вторичной полости (рис. 358) и некоторых других признаков позволяет ставить их на уровне с кольчатыми, высшими, червями. В связи с сидячим образом жизни у них действительно выработались некоторые признаки, сходные с полипами, что и привело ранее к ошибочному их пониманию.

Колониальность. Строение колоний. В громадном большинстве мшанки — колониальные животные (рис. 357), внешне похожие даже на растительные организмы (отсюда и название — мшанки, т. е. похожие на мох, цв. табл. 62). Колонии морских мшанок по форме очень разнообразны (рис. 357): с одной стороны, имеются мягкие с роговидным скелетом — кустистые, листовидные или мясистые без сколько-нибудь определенной формы; с другой стороны, имеются виды с твердым (известковым) скелетом, иногда сложные по форме.

В некоторых случаях колонии этих животных в виде тонких корочек покрывают подводные предметы, например камни, раковины моллюсков и др. Все эти колонии очень изменчивы и зависят от условий, в которых развиваются и обитают: от глубины, субстрата, движения воды и прочих факторов внешней среды (экологическая изменчивость).

Колонии ряда морских мшанок замечательны тем, что составляющие их особи не одинаковы, а различны как по строению, так и по функции, т. е. в таких колониях имеется специализация и «разделение труда» между особями. Такие колонии получили название полиморфных или многоформенных, в отличие от мономорфных или одноформенных, у которых все особи одинаковы. У пресноводных мшанок имеются только мономорфные колонии. У полиморфных колоний различаются следующие группы особей.



Рис. 357. Мшанки:

1 — Flustra foliacea (северные и дальневосточные моря, очень обычна в Белом море); *2* — Alcyonidium disciforme (северные и дальневосточные моря); *3* — Parella sp.; *4* — Fredericella sultana (пресные воды); *5* — Menipea zelandica; *6* — Retepora cellulosa (северные и дальневосточные моря); *7* — Defrancia lucernaria (северные моря); *8* — Eucrata loricata (северные и дальневосточные моря); *9* — Australella indica (другую форму колонии этого вида см. *15*); *10* — Hornera lichenoides (северные и дальневосточные моря); *11* — Membranipora sp. (все моря); *12* — Pectinatella sp.; *13* — Alcyonidium gelatinosum (северные и дальневосточные моря); *14* — Cristatella mucedo (пресные воды); *15* — Australella indica (пресные воды Южно-Уссурийского края).

Первая группа — обычные особи, т. е. имеющие лофофор, венец щупалец, нормально устроенный кишечник и образующие половые продукты. Таких особей во всех колониях всегда больше остальных — они улавливают пищевые частицы, переваривают, усваивают их и питают всю колонию. В связи с этим они получили название питающих или обычных особей. Часто около или над ними образуются особые особи, так называемые **оеции**, т. е. особи, служащие выводковыми камерами, в которых развиваются яйцеклетки.

Вторая группа резко измененных особей, которые несут функцию защиты колоний от различных «непрошеных гостей» — мелких червей, рачков и других мелких хищников. Среди этих защитных особей различаются **авикулярии**, имеющие вид «птичьих голов» (рис. 359). Они не имеют щупалец и поэтому не могут сами питаться, а получают питание от обычных особей. У них сильно развивается особый придаток в виде «нижней челюсти», который при сокращении особых мышц может захлопываться. При помощи такого приспособления авикулярии захватывают

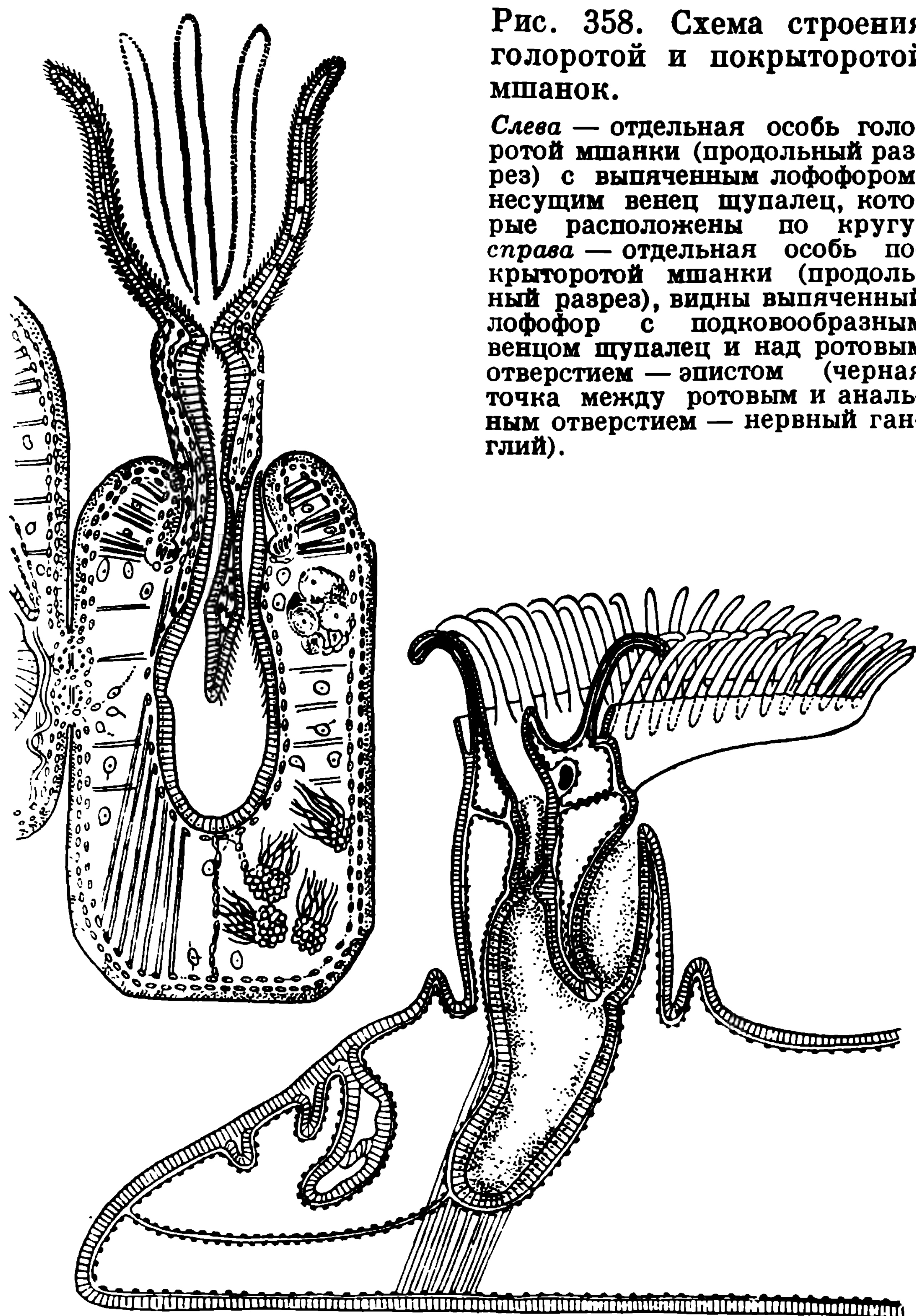


Рис. 358. Схема строения голоротой и покрытоaccording мшанок.

Слева — отдельная особь голоротой мшанки (продольный разрез) с выпяченным лофофором, несущим венец щупалец, которые расположены по кругу; *справа* — отдельная особь покрыторотой мшанки (продольный разрез), видны выпяченный лофофор с подковообразным венцом щупалец и над ротовым отверстием — эпистом (черная точка между ротовым и анальным отверстием — нервный ганглий).

«непрошеных гостей» и, таким образом, освобождают от них колонию. Второй формой защитных особей (реже встречающейся) являются **вибракулярии** (рис. 359). У них развивается особый длинный подвижный придаток, который может при помощи особых мышц вибрировать и отгонять «непрошеных гостей», не давая им даже забраться на колонию.

У авикулярий и вибракулярий имеются особые чувствующие образования, которые связаны с нервной системой и сигнализируют о наличии врага.

У некоторых форм имеются особые особи, при помощи которых колонии прикрепляются к субстрату. Кроме этих особей, «активно» защищающих колонии, у многих форм имеются образования пассивной защиты — различные выросты наружной стенки: шипы, колючки и др. У некоторых форм они покрывают всю колонию, делая ее колючей и этим отпугивая врагов. У других шипы развиваются вокруг отверстий ячеек, не давая врагам забраться в них. Примером первого случая может быть описанный нашим известным исследователем мшанок Г. А. **Клюге** из сибирских морей вид Uschakovia gorbunovi. Колонии его покрыты длинными шиповидно-колосистыми выростами (рис. 360), делающими колонии этого вида недоступными для врагов. Встречается этот вид на глубине до 700 м при температурах от —0,9 до —1,4 °С и рассматривается как высокоарктический. Вид интересен и в другом отношении: в нижней части его колоний имеются особи (рис. 360), лишенные щупальцевого аппарата и не образующие половых продуктов; ячейки их почти всегда наполнены белой зернистой массой. Эти своеобразные ячейки представляют собой видоизменения особей колонии, «склады» запасного питательного вещества для поддержания роста этих сложных колоний. Примером второго случая, когда шипы располагаются главным образом вокруг отверстий ячеек, могут служить, во-первых, Flustrella hispida — вид очень обычный в приливо-отливной зоне мурманского побережья Белого моря и других бореальных и арктических морей, где они образуют довольно толстые коричневые колонии, главным образом на фукоидах; во-вторых, черноморская мшанка Discopora, образующая красноватые тонкие известковые корочки на водорослях, раковинах моллюсков и другом субстрате на глубине 20—80 м в Севастопольской бухте, по Южному берегу Крыма и в северо-западной части Черного моря.

Колонии пресноводных мшанок менее разнообразны. Они в виде разветвленных тонких лежащих трубочек располагаются на подводных предметах и подводной растительности, например на нижней поверхности листьев кувшинок и кубышек или образуют массивные колонии на подводных предметах — камнях, затонувших бревнах, растениях,

а иногда и на животных — моллюсках (анадонта, живородка), изредка даже на раках (рис. 357).

Колонии мшанок состоят из большого числа отдельных очень мелких особей. Так, например, кусочек колонии Flustra foliacea (рис. 357, *1*) массой 1 г содержит 1330 особей. Каждая особь помещается в отдельной ячейке, имеющей довольно обширную полость (рис. 358). Из ячейки может выпячиваться передняя часть особи — лофофор с входящей в него полостью тела. На лофофоре помещается ротовое отверстие, окруженное венцом щупалец, которые располагаются кругом или подковообразно. Рот может быть открытым (голоротые мшанки) или прикрываться особым выростом, так называемым эпистомом (покрыторотые мшанки, рис. 358). Ротовое отверстие ведет в глотку, переходящую в пищевод, идущий вниз, т. е. в глубину ячейки, и переходящий в довольно объемистый желудок; от последнего отходит задняя кишка, идущая вверх и открывающаяся анальным отверстием на лофофоре, вне венца щупалец (рис. 358).

Дыхательный аппарат, кровеносная и выделительная системы у мшанок отсутствуют. Обмен газов происходит через щупальца. Кровью служит полостная жидкость, а выделительные функции выполняют особые клетки, находящиеся в ней.

Нервная система в связи с сидячим образом жизни сильно упрощена и состоит у каждой особи только из одного нервного узла, расположенного между ротовым и анальным отверстиями (рис. 358). От него отходят нервы к щупальцам и ко всем органам особи. Единой нервной системы для всей колонии нет. Органами чувств являются щупальца.

Способ питания. Питаются мшанки при помощи щупалец, покрытых ресничками. Последние находятся в непрерывном движении, создавая ток воды, идущий по направлению ко рту, а затем выходящий между щупальцами. При этом из воды отфильтровываются различные микроорганизмы и органическая взвесь (детрит). Все это подгоняется ресничками к ротовому отверстию, заглатывается, поступает в желудок и там переваривается. Таким образом, по характеру питания мшанки — типичные фильтраторы и в этом отношении приносят некоторую пользу, очищая водоемы, но вместе с тем приносят более значительный вред, обрастая и засоряя различные гидротехнические и водопроводные сооружения. Особенно это касается массивных пресноводных форм мшанок (рис. 357).

Размножение. Размножаются мшанки как половым, так и бесполым путем (почкованием). Темп почкования у некоторых мшанок очень высокий, особенно в теплых морях. Имеются сведения, что у Гавайских островов мшанки образуют колонии до 2 м высоты всего за несколько часов. В Одесском порту затонувшее судно покрылось сплошной корой из мшанок за 3—4 месяца.

Половые продукты образуются в полости тела ячеек из клеток целомического эпителия, причем большинство мшанок гермафродиты. У некоторых морских мшанок имеются особо измененные особи, которые служат выводковыми камерами, так называемые оеции, в которых происходит развитие яйцеклетки до личинки. Если оеций нет, то личинка развивается в полости тела материнской особи. Сформированная личинка выходит наружу и некоторое время ведет планктонный образ жизни; таким образом, развитие мшанок происходит с метаморфозом.

Личинки мшанок сильно отличаются от личинок других групп (кольчатых червей, брахиопод и др.) как по строению, так и по их превращению в первичную особь. Это еще раз доказывает, что мшанки — своеобразная и самостоятельная группа животного мира.

Личинки мшанок очень разнообразны (рис. 361), все они имеют более или менее развитый ресничный аппарат, при помощи которого могут активно плавать в планктоне. Затем они садятся на субстрат и превращаются в первичную особь, которая путем почкования образует колонии. Наиболее известная личинка — *цифонаутес* — треугольной формы, имеет тонкую прозрачную двустворчатую раковину (рис. 361).

Личинки пресноводных (покрыторотых) мшанок имеют значительно более простое строение, чем личинки морских (голоротых). Они представляют собой микроскопические овальные тела без

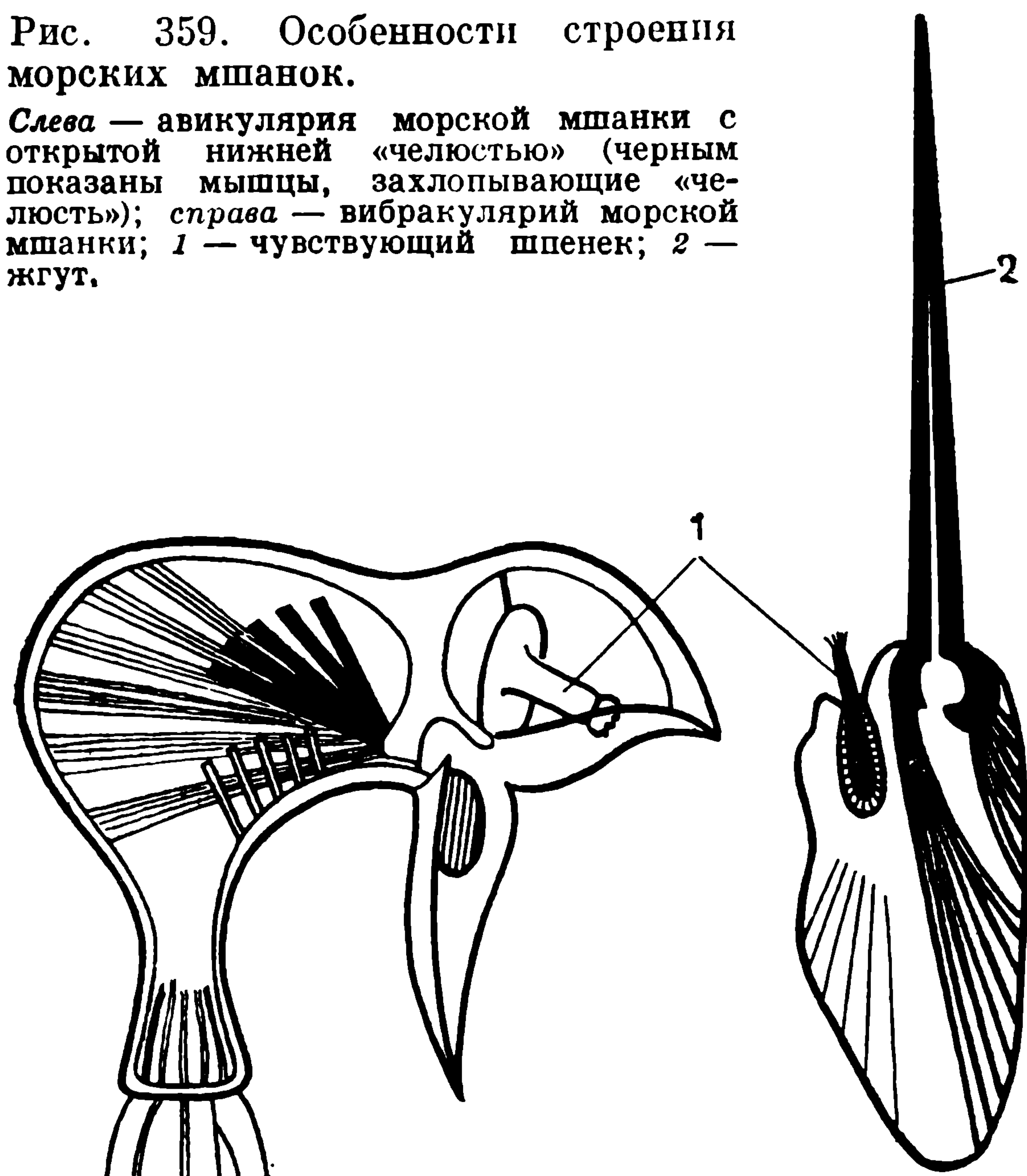


Рис. 359. Особенности строения морских мшанок.

Слева — авикулярия морской мшанки с открытой нижней «челюстью» (черным показаны мышцы, захлопывающие «челюсть»); *справа* — вибракулярий морской мшанки; *1* — чувствующий шпенек; *2* — жгут.



Рис. 360. Uschakovia gorbunovi.

В нижней части колонии видны измененные особи без щупалец, содержащие запасы питательных веществ.

каких-либо выростов. Личинки образуются в каждой ячейке из мезодермического эпителия. Почти в каждой ячейке, вырастая, они занимают всю полость ее, вытесняя питающую особь. Таким образом, у покрыторотых все особи являются своего рода оециями, но, в отличие от таковых у голоротых, они представляют собой временное образование. Когда личинка вылупляется, все приходит в норму и питающая особь восстанавливается.

Обычно личинки живут очень недолго, всего несколько часов, и вследствие мелкого размера и простоты строения они часто не замечаются исследователями. Характерной особенностью личинок покрыторотых является то, что в них заложена не одна первичная особь, а две. Когда личинки садятся на субстрат (под Москвой это происходит обычно в конце лета), обе особи начинают развиваться, причем одна вправо, другая влево, и образуют характерные двухлопастные колонии. Эти колонии настолько своеобразны по форме, что ранее выделялись как особые виды. Такие формы в некоторые годы буквально осыпают нижнюю поверхность листьев кувшинок и кубышек. Затем колонии разрастаются, образуют флотобласты, и весной из них получаются типичные колонии. Так образуются многолетние, иногда очень крупные колонии, достигающие, например, у Plumatella fungosa (рис. 357) размеров более 1 м в высоту и 25—30 см в поперечнике.

Особый случай бесполого размножения имеется у пресноводных мшанок. Он заключается в том, что внутри особи (рис. 358) образуются особые внутренние почки, так называемые статобласты, покрытые плотной оболочкой. Статобласты возникают тогда, когда в водоеме создаются неблагоприятные для жизни колоний условия (у нас — осенью, в тропических странах — при наступлении засушливого периода). Статобласты благодаря прочной оболочке переживают неблагоприятные условия, и весной из них выходит молодая особь, из которой путем почкования образуется новая колония. Статобласты бывают различные. Пайптобласты, имеющие простую овальную или бобовидную форму, покрыты плотной оболочкой и свободно лежат в трубочках колоний. Когда колонии распадаются, пайптобласты выпадают наружу и из них образуются новые колонии на том же месте. Таким образом сохраняется вид при наступивших неблагоприятных условиях. Флотобласты — это плавающие статобласты. У них вокруг капсулы образуется особое хитиновое ячеистое кольцо, в ячейках которого скопляются пузырьки воздуха. При помощи этого «гидростатического» аппарата флотобласты могут всплывать и некоторое время пассивно плавать в толще воды и разноситься течениями в новые места, где из них образуются новые колонии. Таким образом флотобласты не только обеспечивают сохранение вида, но и его расселение.

Наиболее сложно устроенные статобласты — спинобласты, у которых на капсуле или на плавающем кольце образуются хитиновые крючочки, при помощи которых они могут прицепляться к подвижным подводным предметам или к другим животным, например к перьям и ногам водоплавающих птиц, и при их помощи разноситься на далекие расстояния. Так, летом 1962 г. многочисленные спинобласты индо-африканской мшанки Lophopodella carteri (рис. 362) были неожиданно обнаружены в водоемах авандельты Волги, куда они были, видимо, занесены перелетными птицами.

Распространение. Большинство мшанок обитает в морях, в пресных водах их немного — в основном покрыторотые (рис. 358). Морские мшан-

ки распространены очень широко по всем морям и океанам, начиная от приливо-отливной зоны (Flustrella hispida) до больших глубин, почти до 8 тыс. м, например Bugula sp. Наибольшее число видов встречается на глубинах не свыше 200—300 м. Мшанки обитают в воде при самой различной температуре (от —2 до 29 °С). Литоральные виды переносят и значительно более низкую температуру, правда, впадая в состояние анабиоза. Из наших морей мшанки особенно многочисленны в дальневосточных и северных, так, например, в Белом море их насчитывается 132 вида. Причем там особенно надо отметить вид Flustra foliacea (рис. 357), который в некоторых районах моря, например в Великой Салме, образует, по наблюдениям Беломорской биостанции МГУ, мощные заросли. Этот арктическо-бореальный вид широко распространен в морях, омывающих Западную Европу, но не встречается на мурманском побережье, хотя и отмечен в Чешской губе Баренцева моря и в Карском море.

В наших южных морях в связи с их малосоленостью фауна мшанок беднее: в Черном море их известно около 30 видов, в Азовском — 7 видов, а в Каспийском — всего 6, причем один из них, а именно Membranipora crustulenta (рис. 357), проник туда в последние годы вместе с другими азово-черноморскими организмами, по-видимому, через Волго-Донской канал. Особая фауна мшанок имеется в солоноватых водоемах, например в Каспийском и Аральском морях. Их распространение связано с геологическим прошлым некоторых водоемов, например с океаном «Тэтис» и его производных. Подобное распространение имеют и некоторые солоновато-водные кишечнополостные.

В пресноводных и солоноватых водоемах нашей страны известно 20 видов мшанок: четыре из класса голоротых, остальные — покрытоpотые, главным образом представители рода Plumatella. Встречаются они в самых различных водоемах: в больших озерах — Байкал, Онежское, Севан; в маленьких прудах, в больших реках и маленьких речушках [1].

Пресноводные мшанки распространены очень широко, хотя они более обильны и разнообразны в водоемах тропических и субтропических стран (Индия, Индонезия); почти не встречаются в водоемах Севера, известно только несколько случаев нахождения их в водоемах севернее полярного круга, например в водоемах Гренландии, Исландии, на Кольском полуострове, около 66° с. ш. Статобласты мшанок найдены на Шпицбергене и

[1] В озере Севан на прибрежных камнях очень обычна особая форма широко распространенной Plumatella fungosa, образующая довольно плотные корки, состоящие из толстых, уплотненных, с толстой коричневой кутикулой трубочек. Флотобласты ее по строению и форме такие же, как у типичной формы.

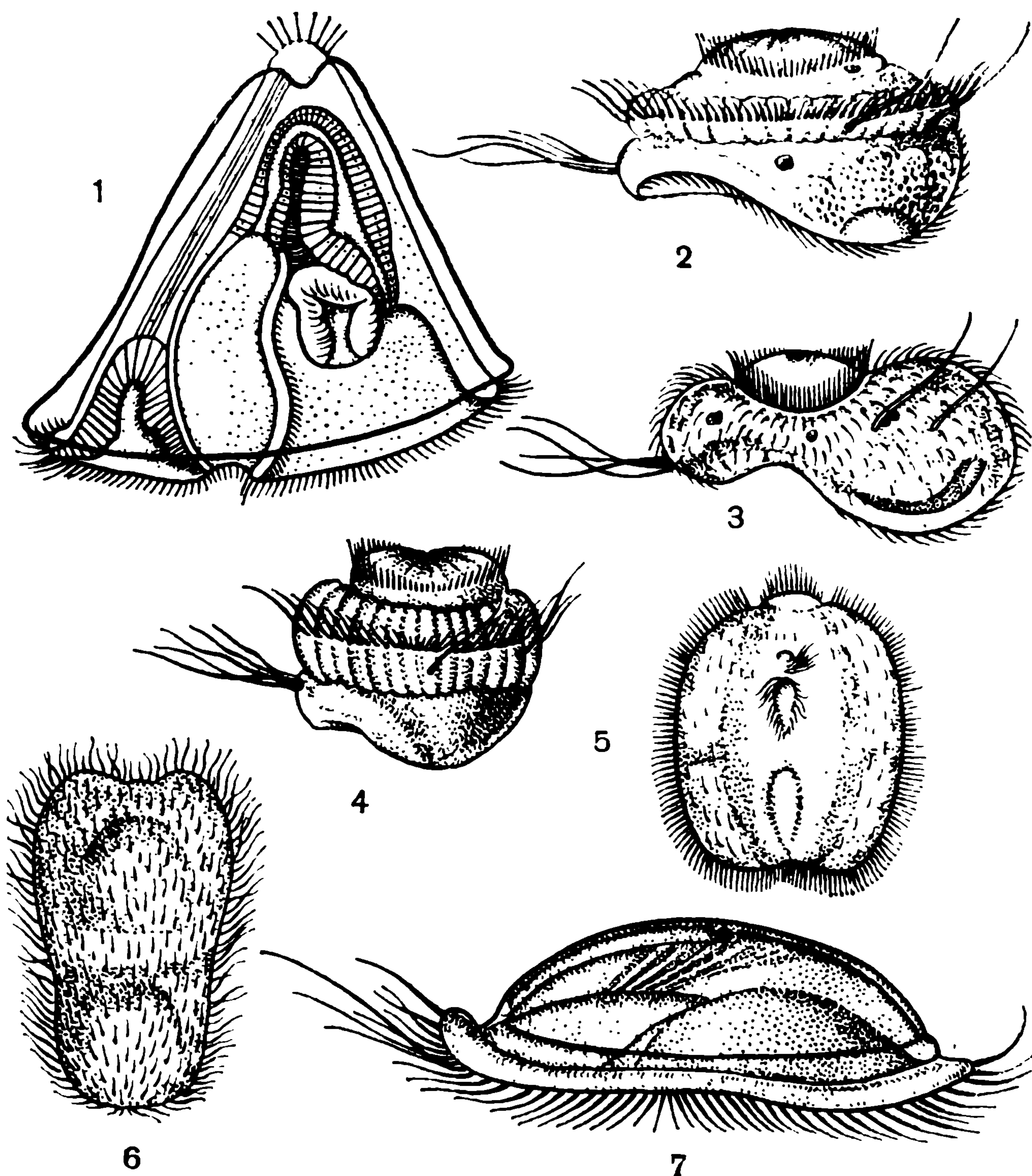
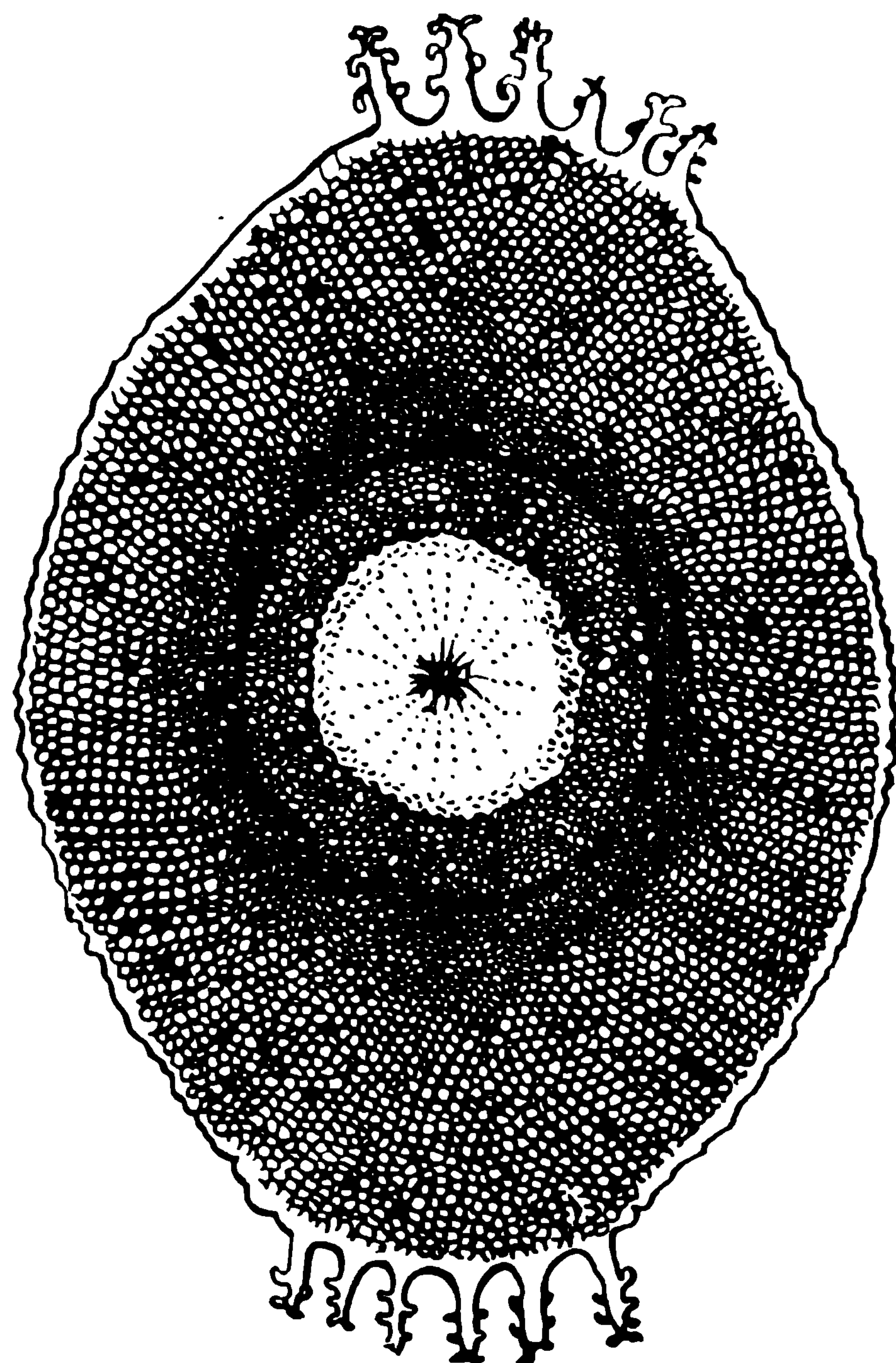


Рис. 361. Личинки различных морских мшанок:
1 — Cyphonautes; 2 — Microporella ciliata; 3 — Hippotoa hyalina; 4 —Porella concinea; 5 — Bowerbrankia pystolosa; 6 — Crisia eburnea; 7 —Flustrella hispida.

Рис. 362. Спинобласт Lophopodella carteri.
На концах видны хитиновые выросты с крючочками.



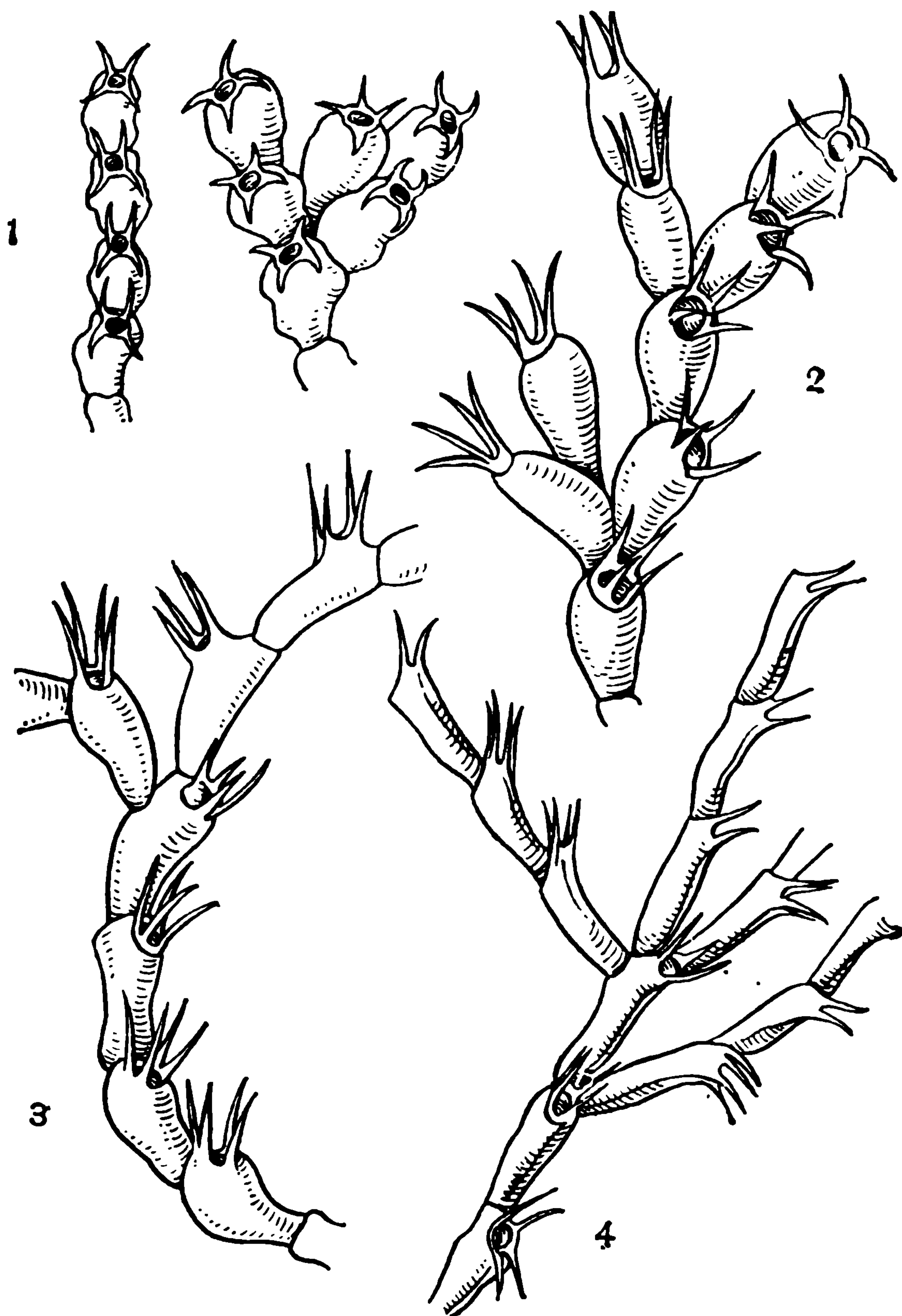


Рис. 363. Байкальская мшанка Hislopia placoides и ее экологическая изменчивость:

1 — прибрежная форма с плоскими ячейками, образующая тонкие корочки на прибрежных камнях, древесных обломках и других прибрежных предметах; *2* — форма, обитающая на подводной растительности с яйцевидными ячейками, образует компактные колонии; *3* — форма, обитающая на илистых грунтах, образует нежные деревца с удлиненными ячейками; *4* — форма, обитающая на подводной растительности, но глубже, чем предыдущая, образует ветвистые колонии с удлиненными ячейками.

Новой Земле. Наиболее южное нахождение пресноводных мшанок — водоемы Огненной Земли.

Некоторые виды, например Plumatella emarginata, Cristatella mucedo, имеют очень широкое распространение, другие виды, наоборот, имеют очень узкие ареалы, связанные с водоемами определенных районов. Например, Stephanella hina встречается только в водоемах Японии, Lophopusella — только в водоемах Южной Африки. Географическое распространение мшанок иногда сильно расширяется. Наличие у них статобластов, особенно спинобластов, позволяет им преодолевать большие пространства с помощью судов, плавающего дерева, рыб и других животных. Например, Lophopodella carteri считалась до последнего времени индо-африканским видом, затем была обнаружена в Индонезии, Австралии, Китае, Японии, а в последние годы ее спинобласты были занесены в Северную Америку и в дельту Волги. В географическом распространении пресноводных мшанок необходимо отметить интересную черту — параллельное развитие одинаковых форм в водоемах с примерно одинаковыми абиотическими и биотическими условиями существования. Например, в алтайском озере Телецкое и балканском Охрида встречается один и тот же подвид обычной Fredericella sultana subsp. lepnevae.

Особенно интересны мшанки водоемов южной части нашего Дальнего Востока, где наряду с обычными широко распространенными формами встречаются формы южного характера, например Australella indica, с крупными массивными, студенистыми, полупрозрачными колониями, в которых просвечивают цепочки отдельных особей (рис. 357).

Интересна также фауна озера Байкал, где встречается вид из рода Hislopia (из *голоротых мшанок*), тоже распространенного в субтропических странах. В Байкале этот вид рассматривается как реликт прошлых, более теплых, геологических периодов. У описываемого вида особенно хорошо выражена экологическая изменчивость (рис. 363).

Мшанки, пресноводные и морские, вместе с другими сидячими организмами входят в состав обрастаний судов, портовых и гидротехнических сооружений, водоводов, принося этим существенный вред. Особенно следует отметить пресноводные массивы формы Plumatella fungosa. Они не только нарушают нормальную работу упомянутых сооружений, но после гибели мшанок частицы засоряют водопроводную сеть. Борьба с ними ведется путем уничтожения колоний, счисткой их; но при этом надо иметь в виду, что счистка должна быть очень тщательной, чтобы не остались статобласты (особенно прикрепленные к субстрату), так как в противном случае из них вновь разовьются колонии. В основном же для защиты от обрастания мшанками, как и другими организмами, применяют предупреждающие меры — покрытие поверхности противообрастающими красками, ультразвуковая защита и др.

Довольно сильное обрастание мшанками встречается в Каспийском море. Представители родов Victorella и Bowerbankia вместе с некоторыми другими формами образуют густые дерновинки, покрывающие портовые сооружения в загрязненных водах Бакинского и Красноводского портов, а Membranipora плотной известковой корочкой обрастает гидротехнические сооружения и суда в чистых водах Среднего и Южного Каспия.

Пищевое значение мшанок очень небольшое. Осборн (1921) приводит некоторые данные о том, что мшанки могут служить пищей для некоторых птиц и рыб. Особенно, конечно, это относится к формам, не имеющим скелета. Некоторые мягкие формы вроде Alcyonidium используются жителями северо-восточных районов (Чукотка) на корм собакам.

Геологическая история мшанок. Наиболее древние остатки ископаемых мшанок, принадлежащих к классу голоротых, известны с начала ордовика. В отложениях этой системы найдены представители четырех отрядов, в том числе двух в настоящее время вымерших. До настоящего времени неизвестны достоверные остатки кембрийских мшанок. Однако можно предположить, что они существовали уже с начала этого периода. Развитие их в разных направлениях в течение кембрия и привело к формированию отрядов.

В современных морях и пресных водах известны представители двух подклассов — *голоротые* и *покрытоpотые*. В состав первого входят отряды Ctenostomata, Cheilostomata, Cyclostomata. Остальные, а именно Cryptostomata, Tipostomata, вымерли, как уже указывалось, в мезозое. В некоторых местах ископаемые мшанки образовывали довольно мощные рифы наподобие современных коралловых. Так, например, отложения Керченского полуострова в большинстве состоят из мшанковых рифов.

КЛАСС ПЛЕЧЕНОГИЕ (BRACHIOPODA)

Общая характеристика. *Плеченогие* — группа исключительно морских одиночных донных животных, имеющих двустворчатую раковину и ведущих прикрепленный образ жизни. Положение *брахиопод* в системе животного мира было долгое время неясным и спорным. На основании имеющейся у брахиопод раковины их относили к моллюскам, выделяя среди последних в особый класс (цв. табл. 62). Тогда-то по аналогии с другими классами моллюсков (брюхоногие, головоногие, лопатоногие и т. п.) рассматриваемая группа получила название, которое в переводе на русский язык значит «руконогие», но обычно заменяется термином «плеченогие». Это название, морфологически мало обоснованное, до сих пор остается в употреблении, но многие авторы предпочитают называть их латинским словом в русской транскрипции — брахиоподами. Дальнейшее изучение внутреннего строения брахиопод показало, что они резко отличаются от всех моллюсков. Брахиоподам свойственны те черты организации, которые отмечены выше для типа щупальцевых (Tentaculata), что позволяет их рассматривать как один из классов этого типа. Однако своеобразие организации плеченогих настолько велико, что некоторые зоологи выделяют их в самостоятельный тип животного царства. Филогенетические взаимоотношения брахиопод с другими группами до сих пор недостаточно выяснены.

О брахиоподах принято говорить, что у них «все в прошлом». Действительно, в морях прошлых геологических периодов брахиоподы были разнообразнее и многочисленнее. Современная их фауна, насчитывающая около 280 видов, представляет собой лишь самую вершину огромного дерева их родословной, мощная крона которого, образованная более чем 10 тыс. ископаемых видов, скрыта в глубине геологической истории. Из 39 групп, известных в классе брахиопод, в современных морях обитают только семь. Самая крупная современная форма Magellania venosa (до 8,4 см в длину) не может соперничать по величине с палеозойским Gigantoproductus (до 40 см в длину). Однако брахиоподы остаются и сейчас широко распространенной группой, встречаясь в морях с нормальной соленостью от тропических до полярных областей и от приливо-отливной зоны побережий до шестикилометровых глубин океана. В некоторых районах при благоприятных условиях существования брахиоподы образуют большие скопления. В юго-западной части Баренцева моря, например к северу от Нордкапа, Macandrevia cranium встречается в количестве более 100 экземпляров на 1 м^2 дна, являясь преобладающей формой в донном сообществе. У берегов Южной Калифорнии Glottidia albida поселяется с плотностью более 200 экземпляров на 1 м^2.

Строение. Створки раковины брахиопод, в отличие от двустворчатых моллюсков, закрывают тело животного не с боков, а со спинной и брюшной сторон (рис. 364). По способу сочленения створок, а также по ряду других признаков среди плеченогих различают две группы: *беззамковые* (Inarticulata), у которых створки соединены только мышцами, и *замковые* (Articulata), у которых выросты на заднем краю брюшной створки входят в углубления на спинной створке, образуя «замок» — прочное сочленение, разнять которое можно только сломав раковину. В связи с этой особенностью раковины ископаемых замковых брахиопод находят обычно целыми, состоящими из обеих створок.

Открывание и закрывание створок раковины обеспечивается работой сложной системы мышц.

Прикрепляются плеченогие чаще всего посредством ноги — особого стебелька, который выходит наружу или просто между створками (сем. Lingulidae), или через отверстие в брюшной створке. При этом у *беззамковых плеченогих* семейства Discinidae (рис. 365) спинная створка оказывается сверху, а у замковых — снизу, так как в месте выхода ноги брюшная створка у них вытянута в так называемый клюв, загибающийся на спинную сторону, и раковина оказывается в перевернутом положении (рис. 366). Подошва ноги прочно сочленяется с жестким субстратом, врас-

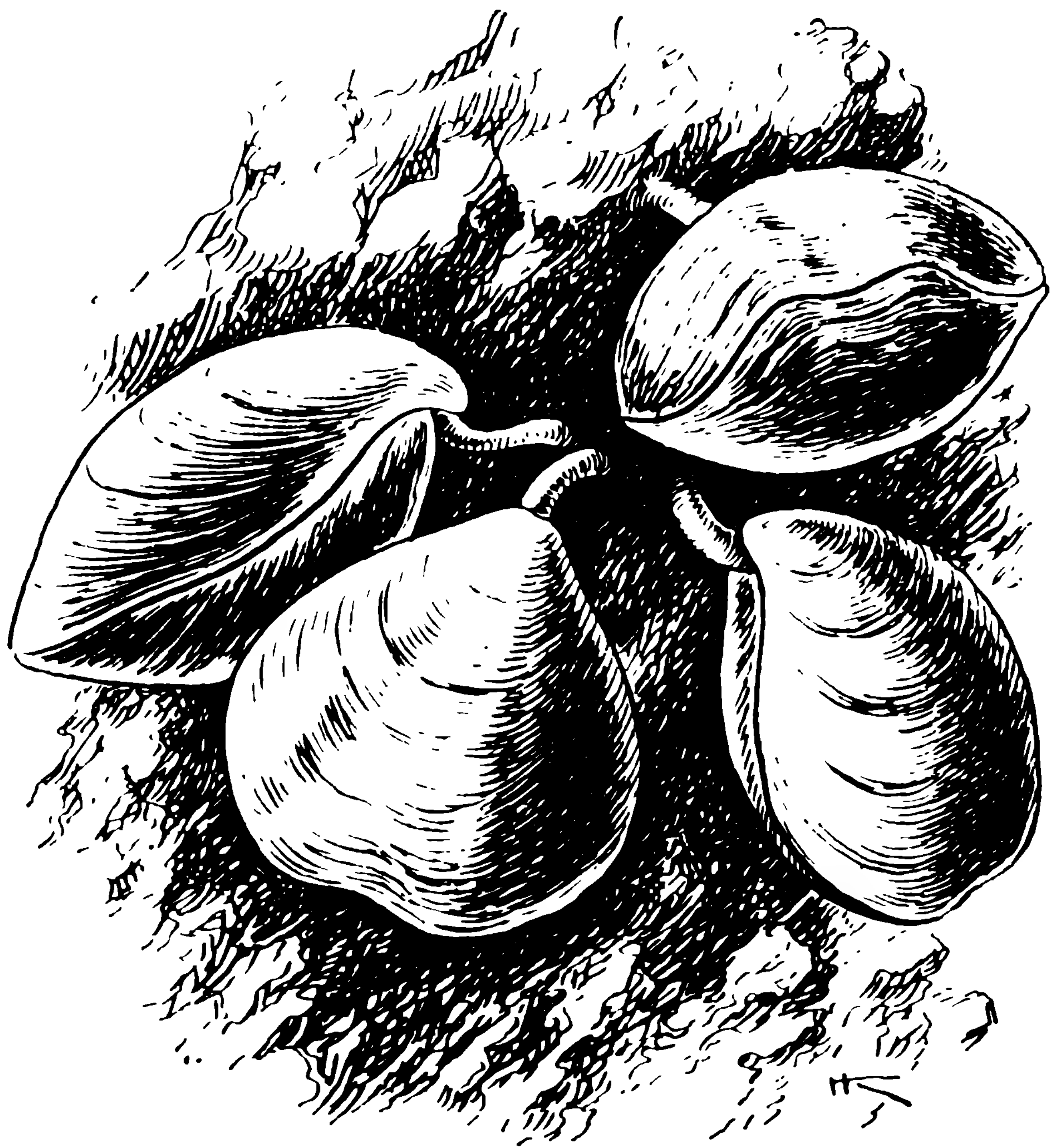


Рис. 364. Представители плеченогих в естественной обстановке.

Видны стебельки, при помощи которых животные прикрепляются к субстрату.

тая в его шероховатости либо всей поверхностью (Discinisca), либо ризоидоподобными отростками (Terebratulina). Глубоководная форма Chlidonophora chuni имеет особенно сильно разветвленную ногу, способную укрепиться среди мелких частиц фораминиферовых и глобигериновых илов.

Наибольшего развития достигает нога у представителей семейства Lingulidae беззамковых брахиопод, представленного в современной фауне двумя родами — Glottidia и Lingula. Эти формы, в отличие от других брахиопод, ведут роющий образ жизни (рис. 366). В приливо-отливной зоне или на небольших глубинах на песчаных и илистых грунтах они обитают в вертикальных норах, выстланных слизью. Мощная червеобразная нога укреплена в нижнем отделе норы, плоская раковина как бы закрывает щелевидный вход в нору. В случае опасности (сигналом может служить даже промелькнувшая тень) мускулистая нога сокращается и животное быстро втягивается в нору. При обвале животное восстанавливает нору роющими движениями створок и ноги.

Некоторые брахиоподы (сем. Craniidae из беззамковых и сем. Thecideidae из замковых), приспособленные к обитанию исключительно на жестких грунтах, вообще не имеют ноги и прирастают к камням брюшной створкой.

Мягкие части тела животного занимают только одну заднюю треть полости раковины, близкую к стебельку (рис. 365). Остальное пространство в передней части раковины, выстланное тонкой двухслойной складкой — мантией, а потому называемое мантийной полостью, занимает фильтровальный аппарат — лофофор. Мантия обеспечивает питание и рост раковины, а также, по-видимому, служит органом дыхания. Вдоль края раковины мантия вооружена хитиновыми щетинками, защищающими фильтровальный аппарат от засорения крупными частицами. Лофофор состоит из неподвижных симметричных выростов, получивших название рук. Вдоль рук расположен ряд щупалец, покрытых ресничками, которые колебательными движениями прогоняют воду между щупальцами. Руки поддерживаются особыми скелетными выростами спинной створки, так называемым ручным аппаратом, иногда очень сложно устроенным (рис. 367). Строению лофофора и ручного аппарата придается большое значение в систематике брахиопод. У основания рук, в середине стенки, отделяющей мантийную полость от полости тела, помещается рот, который ведет в короткий пищевод, переходящий в среднюю кишку. В расширенную переднюю часть средней кишки впадают с боков протоки двух пищеварительных желез. У замковых брахиопод средняя кишка заканчивается слепо, у беззамковых имеется задняя кишка, которая открывается анальным отверстием в мантийную полость.

Полость тела, в которой размещены мышечная, пищеварительная, кровеносная, выделительная и половая системы органов, представляет собой замкнутое, наполненное жидкостью пространство — целом, или вторичную полость тела. Каналы целома заходят в лофофор и образуют сложно разветвленную сеть в мантии. Целомические каналы сопровождаются каналами кровеносной системы, которые от пульсирующего пузырька (сердца), расположенного ближе к спинной стороне, идут ко всем внутренним органам, где и теряются в межклеточных пространствах.

Функцию выделения выполняют одна или две пары метанефридиев — трубкообразных органов, открывающихся одним концом в целом, а другим — в мантийную полость.

Половые железы располагаются в целомических полостях спинной и брюшной складок мантии. Они имеют гроздевидную или решетковидную форму и иногда видны сквозь тонкую раковину. Зрелые половые клетки попадают в целом и выводятся оттуда наружу метанефридиями. Развитие сложное, со свободно плавающей личинкой.

Нервная система упрощена в связи с сидячим образом жизни. Она состоит из окологлоточного кольца с отходящими от него стволами в мантию и лофофор. На переднем краю мантии у некоторых видов имеются пигментированные участки, реагирующие на свет. Краевые реснич-

ки мантии чувствительны к прикосновению. Свободноплавающие личинки брахиопод имеют глазки и статоцисты, которые утрачиваются в процессе развития в связи с переходом к сидячему образу жизни. В этом отношении развитие брахиопод можно рассматривать как регрессивный метаморфоз. Необходимо отметить, что развитие брахиопод одним из первых изучил и правильно объяснил русский эмбриолог А. О. Ковалевский (1840—1901).

У взрослых особей брахиопод в спокойном состоянии створки раковины приоткрыты. Щупальца лофофора, сомкнувшись друг с другом, образуют фильтрующую стенку, разделяющую всю мантийную полость на две камеры, в одну из которых вода поступает, из другой выходит профильтрованная. Щель между створками при этом разделяется краями фильтрующей стенки на участки, соответствующие входному и выходному отверстиям. Отфильтрованные частицы попадают в желобок, идущий вдоль лофофора у основания щупалец, и прогоняются по нему в рот. В случае неблагоприятных обстоятельств (внезапное повышение мутности воды, попадание на лофофор крупных частиц, механическое раздражение) процесс фильтрации прекращается и створки быстро захлопываются, выбрасывая наружу воду с нежелательными частицами. Пищу брахиопод составляют мелкие планктонные водоросли и животные, а также, по-видимому, взвешенные в воде частицы детрита. Небольшое тело, скрытое в прочной раковине,— незавидная добыча для хищника, поэтому сами брахиоподы редко становятся жертвой обитателей моря. Известен лишь один вид морской звезды (Coscinasterias calamaria), который питается преимущественно брахиоподами. Нахождения брахиопод в желудках рыб рассматривают обычно как случайные.

Размножение. Биология брахиопод до сих пор изучена явно недостаточно. О продолжительности их жизни, например, имеются лишь отрывочные сведения. О североамериканском виде Glottidia pyramidata известно, что его особи живут только 1 год. Продолжительность жизни новозеландского вида Terebratella incospicua определяют в 4 года. Для индопацифического вида Lingula unguis хорошо известны семилетние особи, возраст крупных экземпляров, достигающих 5 см в длину, предположительно определяют в 12 лет. Сведения и о сезоне размножения брахиопод отрывочны. Известно, что чаще всего он приурочен к летним месяцам и в ряде случаев значительно растянут во времени. Для некоторых форм указывают круглогодичное размножение. У лингулид периоды вымета, по-видимому, связаны со временем суток и фазами луны.

В подавляющем большинстве брахиоподы раздельнополы. Исключение составляют три средиземноморских вида Argyrotheca. Полового ди-

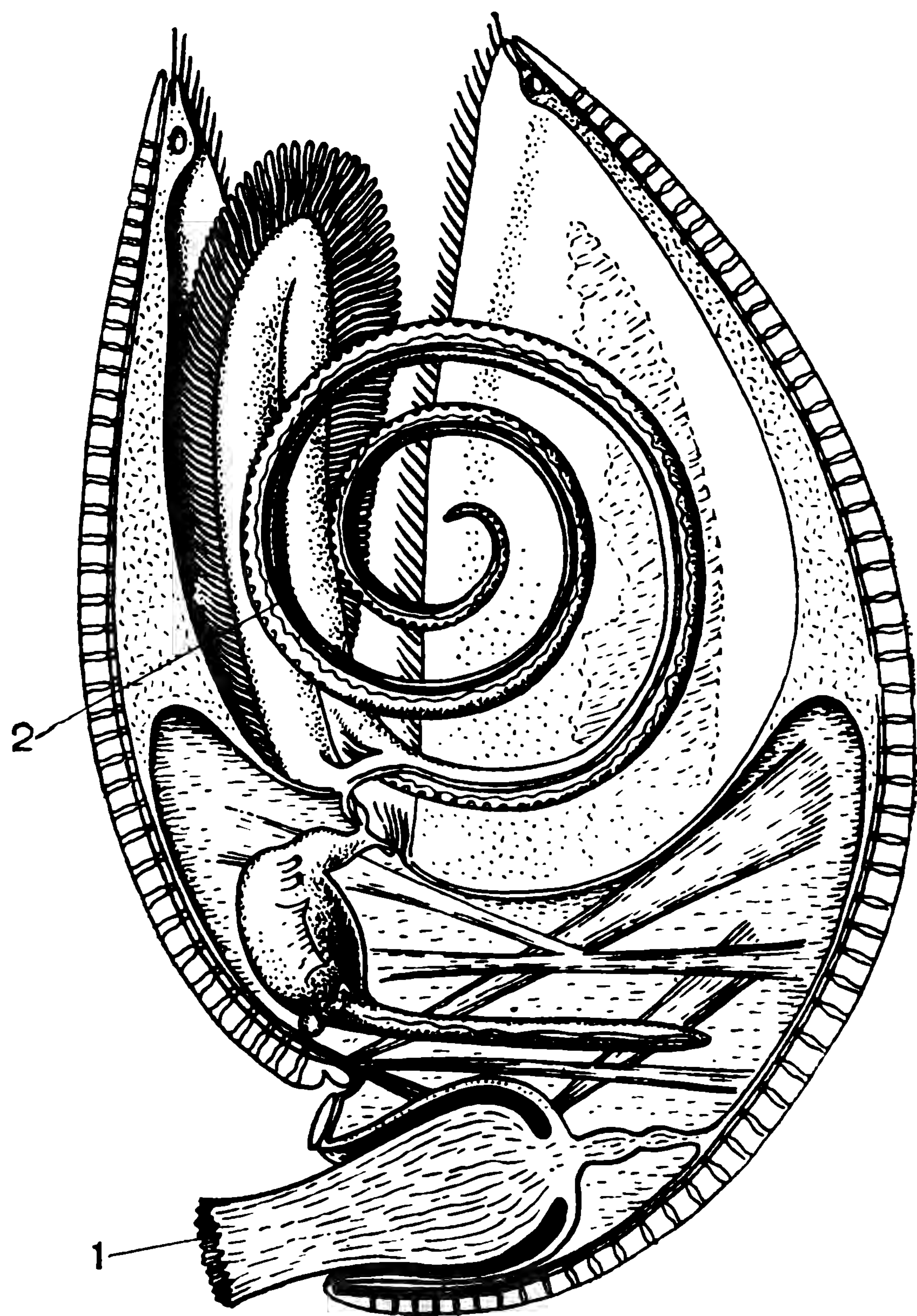
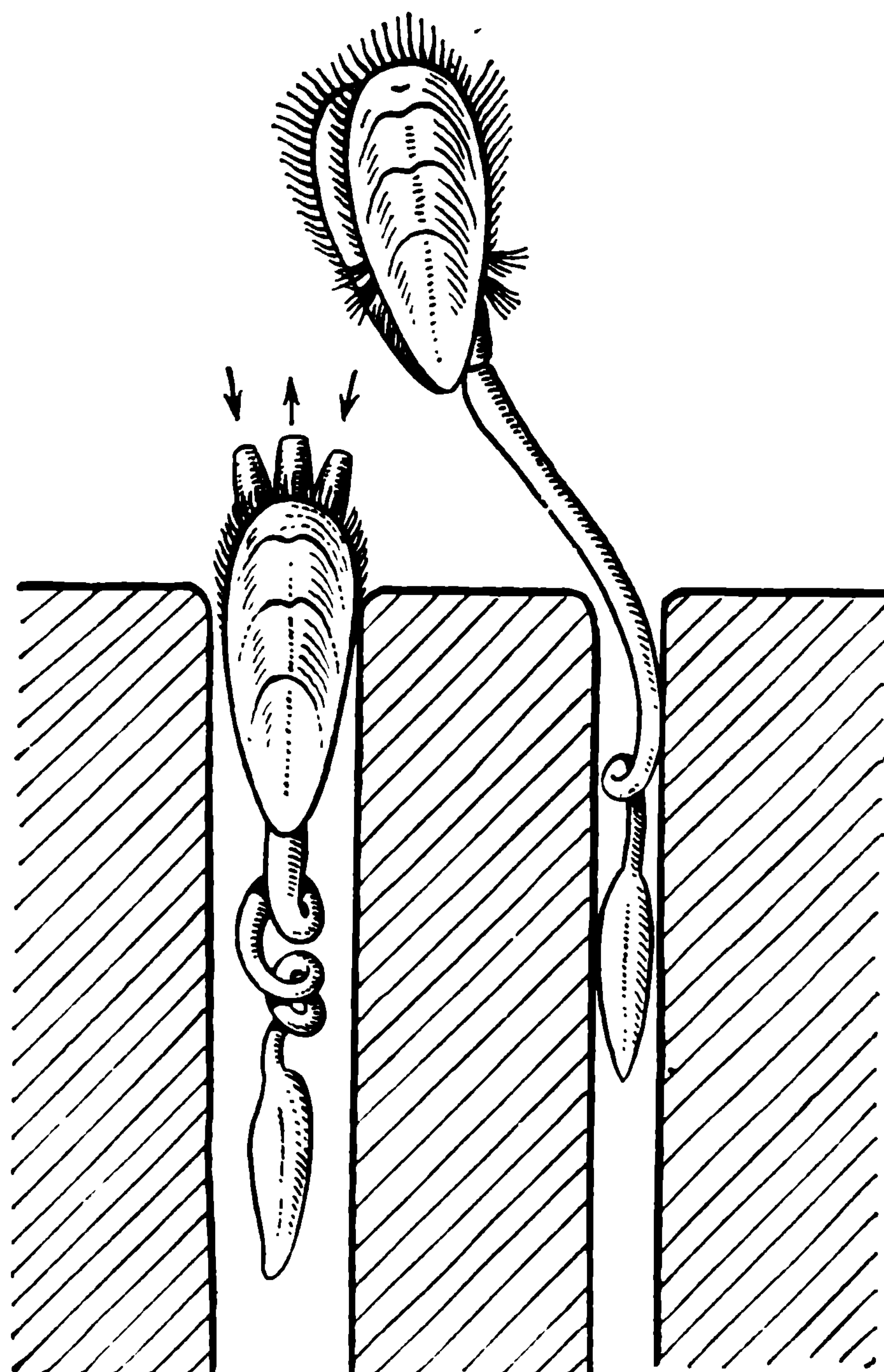


Рис. 365. Продольный разрез плеченогого:
1 — стебелек, посредством которого животное прикрепляется к грунту; *2* — спирально завитой жаберный аппарат.

Рис. 366. Плеченогое Lingula:
слева — втянувшееся в норку, *справа* — высунувшееся. Стрелками показано движение воды во внутреннюю полость и из нее.



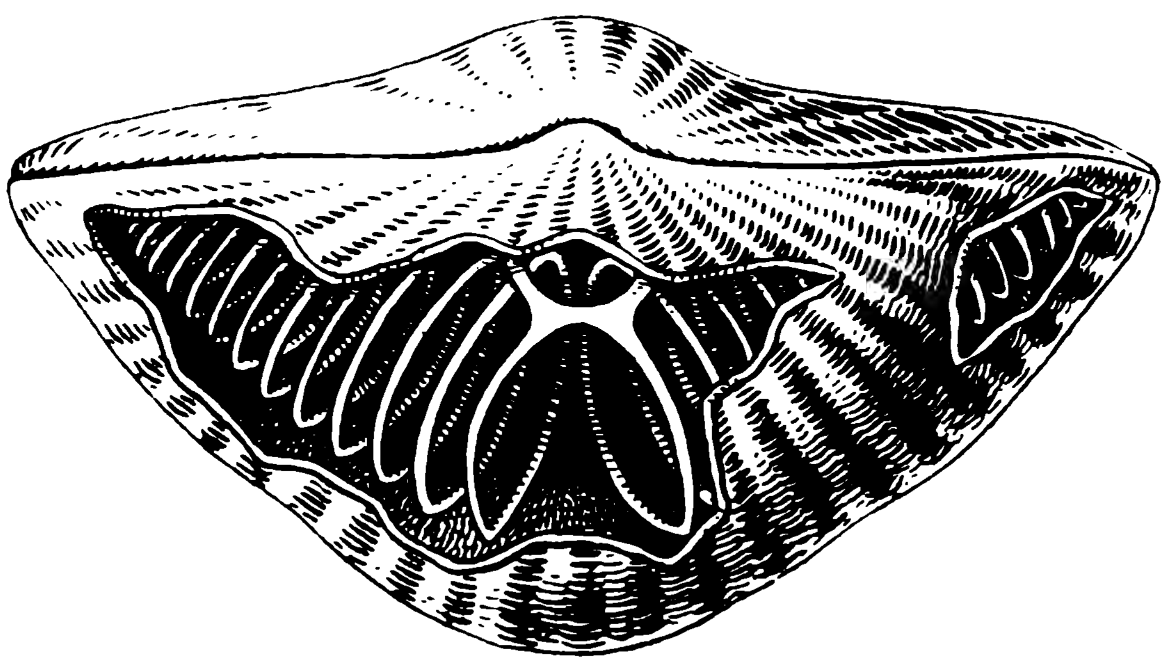


Рис. 367. Ископаемое плеченогое Spirifer.
Раковинка взломана так, что видны известковые конические спирали скелета рук.

морфизма у брахиопод не наблюдается, т. е. самки по внешнему виду неотличимы от самцов. Оплодотворение яиц происходит либо вне раковины, либо в мантийной полости самки. У антарктического вида Liothyrella antarctica развитие зародышей протекает в складках лофофора, а у средиземноморских видов рода Lacarella — в специальной сумке под лофофором, откуда выходят уже сформировавшиеся личинки.

Жизнь личинки продолжается от нескольких часов до 10—12 суток, после чего личинка оседает и развивается во взрослую особь. Личинки замковых брахиопод очень редко встречаются в планктоне, по-видимому, из-за кратковременности своего существования. Личинки беззамковых семейств Lingulidae и Discinidae встречаются в планктоне чаще. Они живут более продолжительное время, имеют личиночные пищеварительные органы и, по-видимому, могут преодолевать значительные расстояния.

Распространение. Короткий период жизни свободноплавающей личинки — единственная возможность для расселения брахиопод. Тем, что возможность эта невелика, зоологи и объясняют образование больших скоплений плеченогих одного вида. В местах, благоприятных для обитания, личинки оседают тут же, рядом с родителями. Десятки особей облепляют каждый камешек, молодые экземпляры по нескольку штук прикрепляются к раковинам старых, образуя целые грозди. У берегов Южной Калифорнии в одной такой грозди насчитывали до 30 экземпляров (Laquens californicus).

Ограниченная способность брахиопод к расселению проявляется также в чрезвычайно высокой степени обособленности брахиоподных фаун в отдельных районах Мирового океана. Видов со всесветным распространением известно очень мало. Наибольшее видовое разнообразие брахиопод в современных морях наблюдается у берегов Японии, Австралии и Новой Зеландии, в Северной Атлантике и у берегов Антарктиды. В наших северных и дальневосточных морях известно около 15 видов, в южных морях с пониженной соленостью брахиоподы отсутствуют.

Большинство современных видов брахиопод обитает на материковом шельфе и в верхней части склона, в районах с быстрым течением и не слишком мутной водой. Со времени глубоководной экспедиции на «Челленджере» стали известны плеченогие с больших океанических глубин. Сейчас наука насчитывает 29 видов, опускающихся на глубину более 2 тыс. м, но лишь два из них — Pelagodiscus atlanticus и Abyssothyris wivillei — достигают наибольших глубин океанического ложа (5,5—6,0 тыс. м).

Геологическая история плеченогих. Древнейшие остатки ископаемых брахиопод известны из верхних горизонтов протерозоя, где встречены хитиновофосфатные раковинки беззамковых. По-видимому, брахиоподы существовали длительное время еще в докембрии, так как в отложениях нижнего кембрия они представлены уже почти всеми отрядами беззамковых. Основное развитие беззамковых происходило в раннем палеозое (рис. 368). Известные, однако, с нижнего кембрия замковые брахиоподы, родоначальниками которых были представители отряда Orthida, как наиболее прогрессивная группа, приобретали все больший вес, и уже в ордовике они сыграли ведущую роль. Формирование всех основных групп брахиопод закончилось в силуре, и в дальнейшем происходили лишь специализация и формообразование внутри отрядов. Наибольший расцвет брахиопод относится к палеозою, когда они занимали господствующее положение среди морской донной фауны. С начала мезозойской эры свое место в донных сообществах брахиоподы уступили двустворчатым моллюскам. Из восьми палеозойских отрядов замковых брахиопод в кайнозое известно лишь два: Rhynchonellida и Terebratulida. Последний из них в настоящее время насчитывает семейств больше, чем в какую-либо из прошлых геологических эпох, т. е. находится в расцвете. Из *беззамковых плеченогих* до наших дней дошли три специализированные группы, представленные семействами Lingulidae, Craniidae и Discinidae, не претерпевшие за всю долгую историю своего существования особенно больших изменений.

Тормозящими факторами в эволюционном развитии довольно сложно организованной группы брахиопод явились, по-видимому, прикрепленный образ жизни взрослых особей, а также наличие у них раковины, которая, надежно защищая от врагов, долгое время была залогом процветания группы. Но в конце концов эта раковина превратилась в свою противоположность, так как ограничивает возможность развития размещенного в ней фильтровального аппарата, который по характеру своего устройства не может соперничать

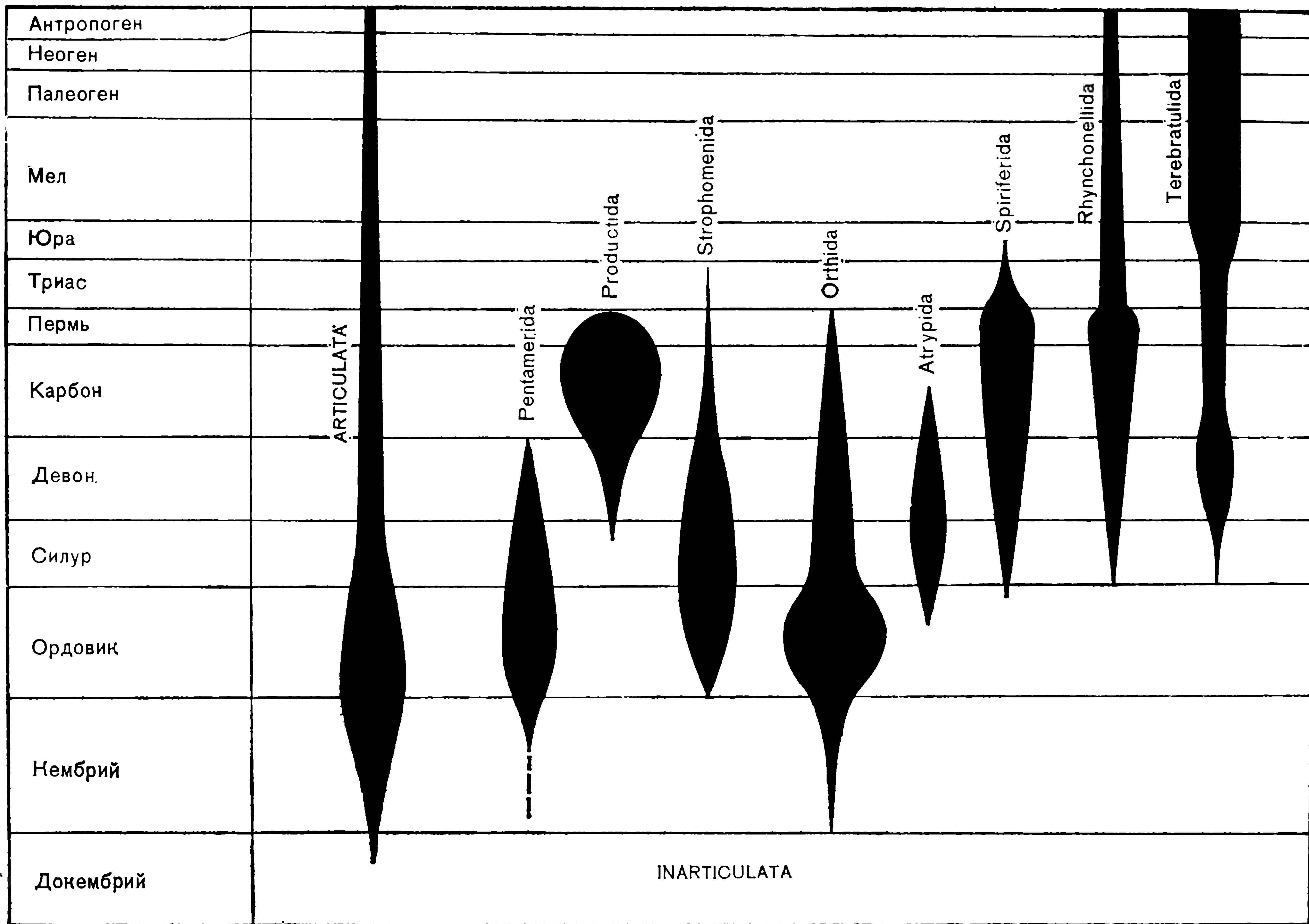


Рис. 368. Геологическая история плеченогих.

Видно большое разнообразие групп в палеозое и постепенное уменьшение их к современной эпохе.

в эффективности с хорошо развитым аппаратом других фильтраторов.

Брахиоподы представляют большой научный интерес при изучении закономерностей эволюционного процесса в царстве животных как пример значительной по объему, систематически обособленной, высокоспециализированной группы, прошедшей долгую историю развития. Ископаемые виды имеют большое практическое значение: встречаясь с самых древних времен и в больших количествах, они служат геологам руководящими вехами при определении возраста того или иного слоя земли, что необходимо при разведке полезных ископаемых. Современные формы не имеют большого практического применения. Известно только, что мускулистая нога лингулы употребляется в пищу в Японии и в Квинсленде.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

(Звездочкой отмечены страницы, на которых помещены рисунки, жирным шрифтом — цветные таблицы с изображением данного животного.)

А

Абиссальные кишечнополостные 181, 197, 198, 206, 210
— полихеты 365
— радиолярии 57
Аборальная пора 185
Аборальный канал 228 *
— орган — см. Статоцист
— полюс 16
Авикулярия 410, 411 *
Адаптация простейших 122
— церкарий 269
Адолескарий 255 *, 257, 268, 272
Адоральные (околоротовые) мембраны 101, 102 *, 103, 105, 113
Акантор 349
Акклиматизация 25—27
Аккомодация 373
Аконции 207, 211
Аксиальная гранула 60
Аксон кормусподобный 134
Аксоподии 58, 58 *, 59
Аксостиль 68, 69, 69 *, 74 *
Актинотроха — см. Личинка форонид
Альвеококкоз 296
Амебиоз 45
Амебоид 91, 91 *, 93, 93 *, 186
Амебоциты губок 129, 132, 133
— трематод 265
Амитоз 98
Амниотическая полость 364, 365 *
Амфибластула 133 *, 134
Амфиды нематод 308, 309 *, 311, 312, 312 *
— рабдитид 317
Анабиоз 24, 413
Анальное отверстие гастротрих 303, 304 *
— — жгутиконосцев 75
— — мшанок 410 *, 411
— — нематод 308, 308 *
— — первичных кольчецов 364 *
— — пиявок 393, 394 *
Анастомоз 231
— Гексли 334 *, 335
Антапикальный вырост 65, 65 *
Апикальное поле 333, 333 *
Апикальный вырост 65, 65 *
Аппарат Гольджи 41, 82, 82 *
— замыкательный 343, 344
— осморегуляторно-экскреторный 311
Арканчик 171, 171 *, 191
Ароморфоз 122
Археоциты 129, 133, 135, 136, 149
Архитомия 379, 385, 386
Аскаридоз 324, 325
Аскаропсоз 326
Аскон 129, 130, 130 *, 149
Асконоидный тип строения 132, 134
Атриальная полость 129, 130, 134
Аурикулярные органы 247

Б

Базальная пластинка 168, 254
Базальные зерна 69 *, 70
— тельца — см. Кинетосома
Балантидиоз 118
Бентосные личинки полихет 371
Бесполые особи полихет 372
Биология волосатиков 347—348
Биоценоз 22, 27, 28, 29
— плейстонный 192—193
— рифовый 221, 226, 227
Биссус 224, 226
Бластоцель 134
Боковые карманы 160
— органы — см. Амфиды
Ботридии 286
Ботрии 290, 291
Брачное поведение гастротрих 305
Брачный танец полихет 372, 373 *, 374
Бродяжки 56, 105, 108, 110, 112
Буккальное (ресничное) поле 333
Бульбус (луковица) амфилиноидеи 299
— нематод 308 *, 317, 319, 323
Бурса (совокупительная сумка) гастротрих 301 *, 305
— турбеллярий 242, 242 *
— цестод 289
Бурсальные крылья 317

В

Вагина (влагалище) амфилиноидей 298 *, 299
— моногеней 279
— скребней 349
— цестод 289, 292
Вагинальный проток 242
Вакуоль пищеварительная 43, 44*, 66 *, 68 *, 95 *, 97 *, 100, 101 *, 102 *, 125, 125 *, 126 *, 135
— сократительная 44, 44 *, 61
Вибракулярии 410, 411 *
Внедрение паразита 269, 270, 276
Возбудители заболеваний животных и человека 273—277
Воронка кишечнополостных 159
Воротничковые клетки — см. Хоаноциты
Вторичная полость тела — см. Целом
— раздельнополость 259
Вторичноодиночные формы губок 137 *, 138
Вухерериоз 327
Выводковая камера 108 *, 263, 370, 372
Выделительная система амфилиноидей 298
— — кинорикх 345
— — коловраток 334 *, 335
— — нематод 309
— — трематод 264
— — турбеллярий 241
— — форонид 408
Вылупление мирацидия 261, 261 *
Выросты гребневидные 237
— пальцевидные 237

Г

Галлы 142, 320, 321
Гальванотаксис 98
Гаметоциты 85, 88
Гаметы 52, 62, 73, 79, 82, 84, 87

Ганглии гирокотилид 284 *
— коловраток 334, 334 *
— мшанок 410 *
— нематод 308, 309
— олигохет 378
— первичных кольчецов 364
— плоских червей 236, 236 *
— скребней 349 *
Гастральная полость гидроидных 158, 185
— — кишечнополостных 154, 156 *, 157, 159, 160, 161, 162, 162 *, 172
— — коралловых полипов 156 *, 161, 197, 198, 207 *, 209, 213
— — сцифоидных 160
Гастральные нити 160 *, 160
— перегородки 207, 211
Гастроваскулярная система 158, 230
Гастрозоиды 171, 171 *, 191, 192
Гексастра 131 *, 150
Гельминтозы 327
Гельминты амфилиноид 299
— цестод 285, 286, 290, 291, 294
Геммулы 124, 136, 138, 140, 141
Генеративные клетки 262 *, 263
Генерация гамогенетическая 318
— партеногенетическая 318
Геотаксис 261, 269
Гермафродитизм 14
— гастротрих 305
— гидроидных 186
— гирокотилид 284
— губок 133
— камптозоа 355
— кишечнополостных 178, 186
— коралловых полипов 209, 210, 211, 213
— олигохет 378, 379 *
— первичных кольчецов 363
— пиявок 393
— плоских червей 237
— трематод 257, 258
— форонид 408
— цестод 285, 297 *
Герминальная масса 263, 264, 266
Гетерогония 257, 282
Гидроризы 167, 168, 169, 174
Гидростатический аппарат 171
Гидротека 157, 181
Гиподерма волосатиков 346
— коловраток 330
Гиподермальные каналы 348
Глаза гастротрих 303 *, 304
— гидроидных 183
— кишечнополостных 158 *, 159, 159*, 160, 160 *, 194
— кольчатых червей 361, 362 *, 363
— коловраток 334, 335, 336 *
— нематод 308, 316
— олигохет 378, 380, 381
— плеченогих 417
— пиявок 393 *, 397, 399, 404, 406
— трематод 261, 262 *
— турбеллярий 241, 242 *
— церкарий 267 *
Глазное пятно 160, 160 *
Глазок (сигма) 60 *, 62, 62 *, 63, 66
Глотка гастротрих 301 *, 302 *, 303 *, 304
— гнатостомулид 254, 254 *
— гребневиков 228 *, 230
— инфузорий 95 *, 97 *, 100, 101
— киноринх 344 *
— кишечнополостных 160, 160 *, 161, 161 *, 162 *
— кольчатых червей 362, 362 *
— коралловых полипов 207 *
— олигохет 378
— пиявок 394 *
— плоских червей 236 *
— полихет 373
— приапулид 350, 351 *
— трематод 258, 259 *, 263, 263 *
— турбеллярий 241, 241 *, 244, 244 *, 245, 246 *, 250 *, 252 *
Глоточные поры гастротрих 301 *, 302 *, 304 *
Голова кольчатых червей 361, 362 *, 363
Головная капсула 308, 309 *
— лопасть 378 *, 386
Головной мозг динофилид 364, 364 *
— — кольчецов 362 *
— — немертин 357
— — олигохет 378
Гонады гастротрих 305
— гидроидных 186
— гребневиков 230
— киноринх 345
— кишечнополостных 157, 158 *, 159, 160, 162 *, 164, 167, 194
— коралловых полипов 200, 213
— немертин 358
— плеченогих 416
— плоских червей 236 *, 238
— трематод 263
Гонофоры 171 *, 191
Гребные пластинки 228, 229, 229 *
Грибовидные тела (глобули) 362 *
Грушевидный аппарат 297, 297 *

Д

Дактилозоиды 171, 192
Движение 14, 16, 19
— амебоидное 14, 43, 85
— винтообразное 14, 60
— волнообразное 17, 19, 70, 79, 245
— вращательное 14
— гидравлическое 17
— змееобразное 230
— изгибательное 15, 17, 17 *
— мерцательное 109
— ориентированное 63
— парение 65, 97, 103, 109
— поступательное 60, 67, 210
— реактивное 14, 16, 17, 18, 158
— ресничное 14, 17
Движение волосатиков 346
— гидроидных 14, 185, 186, 186 *
— гребневиков 17, 230, 232
— жгутиконосцев 14, 60
— зоомастигин 17 *, 67, 70
— инфузорий 14, 60, 97, 103, 109
— киноринх 345
— кишечнополостных 14, 158, 179
— коловраток 14, 328, 336, 337
— коралловых полипов 168, 209
— корненожек 14, 45, 46*
— моллюсков 14, 17, 18
— мшанок 408
— немертин 19
— олигохет 380, 386, 387
— первичных кольчецов 363
— пиявок 393
— полихет 17, 17 *, 366, 367, 368
— приапулид 354
— споровиков 85, 87
— сцифоидных 196
— трематод 268, 271
— турбеллярий 14, 239, 245—249
— фитомастигин 60, 63, 65, 67
Дермальная мембрана 130, 149, 149 *
Детритофаги 367
Детриты 174, 201, 330, 417
Диморфизм 162, 171
— коралловых полипов 200, 202
— половой 374
Диск Бэра 277, 278, 278 *
— прикрепительный 278, 280 *
Диссептименты 18, 361, 362, 377
Диссогония 230
Дробление асинхронное 134
— билатеральное 350
— спирального типа 238, 238*
Дыхание губок 132
— олигохет 378, 381, 383, 385 *
— приапулид 353

Ж

Жаберный аппарат плеченогого 417 *
Жабры кольчецов 362, 362 *
— олигохет 380, 381, 385
Жгутики 43, 162

Жгутики гастротрих 304 *
— губок 132, 134
— зоомастигин 68, 70, 72, 73
— корненожек 43
— споровиков 84 *
— фитомастигин 60, 60 *, 61 *, 62 *, 64, 66, 66 *
Жгутиковые камеры 129, 130, 132, 133, 149 *, 150
— клетки 124, 134
Железа анальная 301 *
— вылупления 260
— клейкая 303 *, 337
— Мелиса — см. Тельце Мелиса
— мукоидная (слизистая) 266
— ножная 336 *, 337, 338
— половая — см. Гонада
— преутеральная 308 *
— проникновения — см. Апикальная железа
— скорлуповая 284 *, 289
— хвостовая 311
— цистогенная 266, 267 *
— эпидермальная 304*
Железистые клетки кишечнополостных 161
— — коралловых полипов 207
— — первичных кольчецов 363
— — плоских червей 235, 236 *
— — трематод 262 *
— — турбеллярий 252 *
Железистый орган 247 *, 277
Железы гастротрих 301 *, 303 *, 304 *
— нематод 308 *, 311
Желточники амфилиноидей 298 *
— гастротрих 301 *
— коловраток 334 *, 335
— трематод 259, 259 *, 260 *
— турбеллярий 242 *, 246 *, 247 *, 250 *, 252 *
— цестод 290, 290 *, 299
Желудок гребневиков 228 *, 230
— камптозоа 355
— кишечнополостных 158, 158 *, 160, 160 *, 161
— коловраток 333, 334 *
— кольчатых червей 362 *, 363
— мшанок 411
— олигохет 378, 379 *
— пиявок 393, 394 *
Живородящие коловратки 335
— моногенеи 281, 282, 283 *
— полихеты 373
Жизненный цикл аспидогастрид 278
— — волосатиков 347
— — гидроидных 164, 165, 167
— — инфузорий 112 *
— — кишечнополостных 164, 167
— — коловраток 339—342
— — корненожек 52, 52 *
— — микроспоридий 93
— — моногеней 280, 281, 282, 283
— — нематод 318, 320—327
— — полихет 371—372, 373
— — споровиков 80, 84, 86 *, 89
— — сцифоидных 164, 166, 167, 197
— — трематод 255, 273—276
— — цестод 290, 291, 294, 295

З

Забота о потомстве коралловых полипов 209
— — пиявок 396
— — полихет 370, 371, 372, 373
Зародыш корненожек 51
— миксоспоридий 91
— моногеней 283 *
— трематод 259, 262 *
Зародышевые пласты 128, 134
Зигота 52, 62, 73, 79, 83, 86 *, 87
Зоита кокцидии 81, 82, 82 *
Зона роста 169, 169 *
Зониты киноринх 343, 344, 345
Зонтик медуз 165, 167, 179
Зооиды 137, 138, 171

И

Иглы губок 129 *, 130 *, 131*, 132 *
— кишечнополостных 156, 197
— радиолярий 56
Иглы 132
— звездчатые 131 *, 151
— простые 130 *, 131 *, 132
— пятилучевые 131 *
— трехлучевые 130 *, 132
— четырехлучевые 130 *, 131 *, 132, 151
— шестилучевые 131 *, 132
Извергательная трубка 268
Инвазия 283, 314, 322
Инвазионная форма 70
Инвазирование 83
Инкус (наковальня) 333, 333 *
Интеграция колонии 172, 173
Интерстициаль 306
Интерстициали 243
Интерстиция 302
Интрабионты 368
Инцистирование 266, 272, 273
Инцистирование зоомастигин 69, 73
— инфузорий 112, 118
— корненожек 46, 47 *
— споровиков 79
— трематод 266, 268, 270, 272, 273, 277
Ископаемые губки 148
— кишечнополостные 180
— мшанки 415
— плеченогие 415, 418, 418 *
— полихеты 374
— простейшие 53, 57
Ирригационная система 130, 130*, 134, 148, 149, 150

К

Камеры гастральной полости 162 *
Канал кишечно-половой 279
— основной продольный 205 *
— отводящий 130
— приводящий 130
— протонефридия 262 *
Каннибализм 195, 367
Капсула хитиновая 136, 162
— стрекательная 207
Кинетопласт 67, 70, 72, 76
Кинетосома (базальное тельце) 67, 70, 72, 96 *
Кишечник гастротрих 301 *, 302 *, 303 *
— киноринх 344
— кольчатых червей 361, 362, 362 *
— моногеней 279, 279 *, 281 *
— нематод 308, 309, 313, 314
— немертин 357, 359 *
— первичных кольчецов 364 *, 365 *
— пиявок 393, 394 *
— трематод 258, 263, 263 *, 264
— турбеллярий 250, 251
— щупальцевых 407
Кишка гнатостомулид 254, 254 *
— мшанок 411
— приапулид 351*, 353
— турбеллярий 241, 244 *, 245 *, 250 *, 252 *
Кишка задняя гастротрих 303
— — нематод 309
— — первичных кольчецов 363
— — пиявок 394 *
— передняя нематод 309
— средняя гастротрих 301 *, 302 *, 303, 303 *, 304 *
— — кольчатых червей 362 *, 363
— — нематод 308 *, 309, 312
— — олигохет 379 *
Клавоскалиды лорицифер 354
Клептокниды 244
Клапаны прикрепительные моногеней 279, 280 *
Клетки амебоидные 124, 125, 125 *
— веретеновидные 125 *, 126 *, 130
— дегенерирующие 125*
— железистые 157, 207, 303

Клетки желточные 289
— звездчатые 130
— интерстициальные 157
— клейкие 229, 229 *
— коллекторные 305
— мерцательные 126, 289, 289 *
— мышечные 161, 302, 302 *, 308
— нервные 157, 208, 303 *
— Y-органа 304 *
— пигментные 159, 159 *
— половые 157
— ресничные 209, 262 *
— светочувствительные 159, 159 *
— стрекательные 154, 157, 207, 209
— эктодермы 15, 157 *
— энтодермы 15, 157 *
— эпителиально-мышечные 17, 157, 157 *, 158, 185
— эукариотические 41, 44, 64, 82
Клетки гастротрих 302 *, 303—305
— гидроидных 185
— гребневиков 229, 229 *
— губок 130
— кишечнополостных 157, 157 *, 158, 159, 159 *
— коралловых полипов 157, 158, 161, 207, 208, 209
— нематод 308
— пластинчатых 124, 125, 126 *
— плоских червей 236
— споровиков 82
— трематод 262 *, 267 *
— цестод 289, 289 *
Клоакальный сифон 266
Книдоциль 162, 163 *
Книды — см. Клетки стрекательные
Кожно-мышечный мешок 15, 17
— — гастротрих 304
— — ксенотурбеллид 253, 253 *
— — немательминт 300
— — плоских червей 235
— — приапулид 350
— — скребней 350
— — турбеллярий 239, 241 *, 245, 253 *
— — цестод 287, 287 *
Коконы олигохет 378, 380 *
— пиявок 384, 396, 399, 402, 405
Кокцидиоз 83, 84
Коллагеновые волокна моллюска 261
Колленциты 129, 129 *
Коловращательный аппарат 330, 331, 333 *, 334 *, 337
Колонии 105
— временные 167, 169
— движение 338
— образование 167—173, 337, 338
— постоянные 167
— строение 106 *, 167—173, 198
Колонии (форма) 167
— ажурные 200
— бечевидные 156, 200, 202, 203
— вееровидные 169, 202
— ветвящиеся 202
— грибовидные 200, 202*, 215
— двулопастные 412
— дольчатые 199
— древовидные 156, 168, 173, 200
— мономорфные 408
— моноподиальные 168, 169 *
— мутовчатые 169
— перистые 169, 202
— пластинчатые 126 *, 169
— полиморфные 170, 171, 172, 173, 408
— симподиальные 169, 169 *
— стелящиеся 156, 168, 169 *, 173
— цилиндрические 205
— шаровидные 62, 63, 63 *, 224, 227
Колонии гидроидных 181, 181 *
— губок 137, 139, 152
— инфузорий 105, 106 *, 107
— камптозоа 355, 356 *
— кишечнополостных 156, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 180
— коловраток 330, 338
— коралловых полипов 198 *, 199, 200, 202—205, 214, 215, 224, 227
— мшанок 384, 408, 409—412, 414
— пластинчатых 126 *
— полихет 374
— фитомастигин 62, 63, 63 *
Кольца — см. Сегменты
Комиссуры 236, 237 *
Комменсалы 23
— голотурии 174
— губок 141
— кишечнополостных 173, 174
— коралловых полипов 213, 224
— немертин 358
— олигохет 380
— полихет 365
— трематод 271
Конвергенция 119, 122
Коннективы (нервные тяжи) 378
— окологлоточные 362 *
Коноид 81, 82
Конули 151
Конъюгация 99, 100, 100 *, 105
Копуляция 52 *, 89, 336, 347
«Копье» нематод 309, 309 *, 311
Корацидий 290, 291, 292 *
Кормидии 171 *, 172
Кормусы губок 138, 149
Кортекс 95, 96 *
Кровеносная система 18
— — кольчатых червей 362, 362 *
— — немертин 357, 359 *
— — олигохет 377
— — плеченогих 416
— — форонид 407, 408
Крючья (крючки) амфилин 298
— волосатиков 346
— моногеней 278, 279, 280, 281
— скребней 348
— цистод 286, 292, 296
— червей ленточных 119
Кутикула волосатиков 346, 346 *
— киноринх 343
— коловраток 330
— коралловых полипов 207
— нематод 307
— приапулид 350, 351 *
— скребней 348
— хромадорий 316

Л

Лауреров канал трематод 259, 259 *
Лацерация 208, 208 *
Лейкон 128, 130, 130 *, 134, 149
Лемниски скребней 348, 349 *
Либеробионты 366
Лигомент скребней 348, 349 *
Лигулез 291
Ликофора 298, 299
Личинки волосатиков 347, 347 *
— губок 133 *, 134, 138, 141, 143
— камптозоа 356 *
— киноринх 344*, 345
— кишечнополостных 177, 177 *
— кольчатых червей 363, 364
— коралловых полипов 178
— моногеней 280, 281, 282
— мшанок 411, 412, 413 *
— нематод 310, 310 *, 314, 315, 318, 319, 320, 321, 322
— немертин 358
— первичных кольчецов 364
— плеченогих 416, 418
— полихет 369, 370, 371, 372, 375
— приапулид 353, 354*, 355
— скребней 349
— споровиков 87, 88 *
— трематод 257, 260, 261, 266, 272
— форонид 407 *, 408
— цестод 290, 291, 291 *, 293
Личинки второго партеногенетического поколения 263—264, 265*
— гермафродитного поколения 266
— инвизионные 318, 321, 322
— первого партеногенетического поколения 260—262, 263, 265
Локомоторные выросты редий 263
— реснички гастротрих 302
Лофофор 410 *, 411, 416—418

М

Макрогамета 82, 83, 85, 86, 88 *
Макрогаметоциты 85, 86 *, 87
Макрозоиды 106 *, 107
Макроконъюганты 105
Макромеры 134
Макронуклеус (*Ma*) 97—103, 108, 108 *, 114, 118—121
Макросклеры 131, 132, 150, 152
Макроцеллии 233
Маллеус (молоточек) 333, 333 *
Мантийная полость 416, 417
Манубриум (рукоятка) 333, 333 *
Марита трематод 255, 255 *, 257, 258 *, 259 *, 260, 271—274
Мастакс (жевательная глотка) 330, 333
Матка амфилиноидей 298, 299, 298 *
— гирокотилид 284*
— моногеней 283*
— нематод 308*
— скребней 349*
— трематод 259, 259*, 260*
— турбеллярий 242, 250, 252 *
— цестод 289, 290, 291, 292, 293
Медузоидная форма (поколение) 155, 165, 170, 171, 180, 188, 189*
Мезентериальные нити кишечнополостных 161, 161 *, 162
— коралловых полипов 200 *, 207, 207 *, 209, 211
Мезентерий 361, 362 *
Мезоглея гребневиков 230
— губок 129, 130, 133, 134, 143
— кишечнополостных 154, 156—162
— коралловых полипов 198, 207
Мезодерма 231, 235
Мембрана 103
— базальная 148, 157, 169, 171, 287, 287 *, 303
— гастральная 149 *
—мерцательная 104, 104 *
— наружная 215 *
Мембрана 104, 149*, 157, 171, 215*, 267*, 287*
Мембранеллы 101, 102 *
Мембрановидная пластинка 168
Мембраны 14, 41, 60, 81, 82, 82 *
Мерозоит 80, 81, 82, 83 *, 86 *, 87
Мерцательная бороздка 253, 253 *
— пластинка 101
— ямка 241, 244, 244 *
Метамерия 18, 19, 20, 343, 361, 377
Метаморфоз у губок 134
— многоустки лягушечьей 282
— моногеней, личинок 281
— мшанок 411
— трематод 257
— форонид 408
Метанефридии (орган выделения) кольчатых червей 362 *, 363
— пиявок 393
— плеченогих 416
— форонид 407 *, 408
Метастронгилез 394
Метацеркарий 255 *, 257, 269, 272, 274 *, 275, 276, 277, 277 *
Микроворсинки 162, 163 *
Микрогаметоциты 80, 82, 84—87
Микрогаметы 82, 83, 84, 85, 89
Микрозоиды 106 *, 107
Микроконъюганты 105
Микромеры 134
Микронуклеус (*Mu*) 95, 97—103, 108, 114 *, 118, 119 *, 120, 121 *
Микропиле 83
Микропора 82, 82 *
Микросклеры 131 *, 132, 132 *, 136, 136 *, 149 *, 150, 151, 152
Микроспоридии 93, 93*
Микроспоридиоз 94
Микросферическое поколение 51, 52, 53
Микротрихии 286, 286 *, 287, 287*
Микрофаги 201
Микрофибриллы 286
Микрофилярии 24, 327
Миксоспоридиоз 91, 92
Мимикрия 270, 271 *
Миоподии 248
Миофибриллы 17, 303
Миоциты 130, 132
Мирацидий 255, 257, 259, 260, 261, 262, 262 *, 271, 273, 274, 276
Митохондриальный комплекс 125
Митохондрии 41, 82, 82 *, 125
Множественное деление — см. Шизогония
«Мозг» гастротрих 304
Мозг турбеллярий 245 *, 246 *
Мозговой ганглий 261, 262 *
Мономорфы 202
Монофаги 22, 334
Морфогенез восстановительный 137
Мочевой пузырь 262*, 267*, 335
Мускулатура (мышцы) 14, 15
— волосатиков 346
— гастротрих 304, 304 *
— киноринх 344
— кишечнополостных 14, 15, 161
— коловраток 338
— коралловых полипов 203, 207, 211, 212
— немертин 357
— олигохет 377
— приапулид 350, 351 *
— плоских червей 235, 236
— скребней 348
— турбеллярий 245
Мускулатура (мышцы) 14, 15
— гладкая 338
— двигательная 14, 17
— кожная 235, 239, 245, 344
— кольцевая 203, 207 *, 304, 344
— паренхимная 236
— поперечная 161
— поперечнополосатая 304, 338, 344
— продольная 15, 161, 203, 207, 304, 304 *, 344
— радиальная 207
Мускульный (мышечный) валик 161, 211, 212
— слой 15, 212, 262 *
— тяж 159, 197
Мышечная система гребневиков 230
— — коралловых полипов 203, 208
— — пиявок 392
Мышечные волокна 235, 236 *, 287
Мышцы-протракторы 309 *
Мюллеровская личинка 245, 246 *

Н

Направительные камеры 161
Науплиусы 201
Нейрит гастротрих 304
Нейроны гастротрих 304
Некроз 320
Нектофоры 171, 171 *, 173, 191
Нервная система амфилиноидей 299
— — брахиопод 416
— — волосатиков 346
— — гастротрих 303, 304, 304 *
— — гребневиков 230
— — киноринх 344 *, 345
— — кишечнополостных 158, 158 *, 159, 160, 173
— — коловраток 334—335, 334 *
— — коралловых полипов 203, 205, 208
— — моногеней 279
— — мшанок 411
— — нематод 308—309, 310 *
— — немертин 357
— — олигохет 378
— — первичных кольчецов 364
— — пиявок 392
— — плеченогих 416
— — плоских червей 236, 237 *
— — приапулид 351 *, 353
— — скребней 348, 349 *
— — трематод 258, 264
— — турбеллярий 241, 246 *
— — форонид 408
— — цестод 287
Нервная система общеколониальная 203, 205

Нервная система ортогонального типа 236, 237 *
— — симпатическая 309
— цепочка 362 *, 378, 392
Нервное кольцо 158 *, 308, 313*, 343, 353
Нервный ганглий 160 *
— ствол волосатиков 346
— — киноринх 344, 344 *
— — нематод 308
— — первичных кольчецов 364
— — приапулид 353
— — скребней 349 *
— узел олигохет 378
Нервы двигательные 308, 353
— чувствительные нематод 308
Нефридий 377, 379 *
Нога брахиопод 415
— коловраток 337, 338

О

Облигатные биогельминты 323
Оболочка наружная — см. Тека
— цисты 118 *
Обонятельные клетки 361
— ямки 304, 308
Овогонии рабдитид 317
Овоциты — см. Ооциты
Оеции 410, 411, 412
Околоротовое углубление — см. Керистом
Олигомеризация 19, 172, 206
Олинтус 134
Онкосфера цестод 293, 295, 296, 298
Онтогенез 153, 257
Онхи 306 *, 309, 312, 313 *, 322
Онхоцеркоз 328
Оокинета 86*, 87
Оотип 259, 289, 299
Ооцисты 79, 81, 83—86, 87
Ооциты гастротрих 303 *, 305
Оплодотворение гастротрих 305, 306
— инфузорий 99, 100
— коловраток 336
— кольчецов 363
— коралловых полипов 203
— корненожек 52
— моногеней 283
— нематод 310
— олигохет 378
— плеченогих 418
— пиявок 393, 396, 404
— споровиков 83
— трематод 259
— цестод 289
Y-орган гастротрих 302*, 304
Органоиды движения 122, 165
— захвата пищи 122
— осморегуляции 44
Органы выделения кольчатых червей — см. Метанефридии
— — щупальцевых 407
— движения 361
— дыхания 237, 383
Органы копулятивные 290* 336 *
— прикрепления гастротрих 303
— — моногеней 279
— — паразитов 258 *, 260
— — трематод 258, 258 *, 260
— — цестод 286
— пищеварения гастротрих 303
— равновесия 158, 158 *, 165
— размножения трематод 264
— светочувствительные 165
— слуха червей 361
— химического восприятия 304 *, 305
— чувствительные гастротрих 304
— — пиявок 392
— — приапулид 353
— — плоских червей 237
— — турбеллярий 241, 241 *
Ортогон 241, 258
Осколюм — см. Устье

П

Пайптобласты 412
Палитоксин 164
Пальпоны 171, 171 *
Пальцы коловраток 334 *, 336 *
Панцирь губок 151
— коловраток 329 *, 330, 331, 338
Папиллы губок 138, 140, 143, 151
— нематод 308, 312, 313 *, 317
Паразитизм 8, 14, 21, 22, 23, 122, 141
— внутренний — см. Эндопаразитизм
— резервуарный 349
Паразитизм 46, 47, 80
— зоомастигин 71
— инфузорий 120
— кишечнополостных 178
— книдоспоридий 91
— мезозой 234
— микроспоридий 93
— моногеней 283
— нематод 306, 307, 313, 315, 318, 319, 320, 321, 323, 347, 348
— олигохет 370
— плоских червей 237, 238
— полихет 365
— скребней 349
— трематод 257, 259—262, 265, 270
— цестод 285, 286, 297
Паразитические животные 9
— амебы 45
— аспидогастриды 277, 278
— волосатики 347
— гребневики 231
— зоомастигины 68—71, 76
— инфузории 95, 110, 112, 118
— книдоспоридии 90, 92
— коловратки 342
— нематоды 307, 311, 318, 319
— немертины 359
— олигохеты 386
— пиявки 391, 395, 397, 400—403
— полихеты 369
— споровики 77—89
— трематоды 255, 259, 272, 273
— турбеллярии 251—253, 252 *
— цестоды 285, 297
— черви 277, 283
Паразиты 14
— внутренние — см. Эндопаразиты
— жаберные 284
— наружные — см. Эктопаразиты
— органов выделения 284
— тканевые 260
Параподии 15, 20
— кольчатых червей 361, 362 *
— полихет 372, 373
Паратомия олигохет 379, 380, 381 *
Паренхима амфилиноидей 299
— волосатиков 346
— ксенотурбеллид 253, 253 *
— немертин 360
— пластинчатых 125
— плоских червей 235, 236, 236 *
— трематод 258
— турбеллярий 239, 241 *
— цестод 287
Паренхима первичная 126
— периферическая 239, 241 *, 299
— пищеварительная 239, 241, 241 *
Партениты 257, 274 *, 275
Партеногенетическое поколение 255, 257, 263
Парус кишечнополостных 158, 158 *, 165, 192
— полихеты 366, 367, 367 *, 373
Пелликула 60, 66, 73, 79, 81, 95, 96, 100, 104
Перистом 96, 97, 100, 102, 113, 117
Перистомальное поле 101
— углубление 103
Перистомальный валик 104 *
— диск 105
Пиннулы 160, 200 *
Питание (способ) 21
— анимальное 67
— аутотрофное 60, 66, 67
— гетеротрофное 60, 66, 122
— осмотическое 73
— сапрофитное 67, 70
— хеморецепторное 373

Пищеварение внекишечное 320
— внеорганизмное 265
— внутриклеточное 58, 100
— мембранное 287
— фазы 100
Пищеварительная система волосатиков 346
— — киноринх 344, 344 *
— — коловраток 333, 334 *
— — нематод 309, 316
— — олигохет 377
— — пиявок 393, 394 *, 397
— — трематод 258, 258 *, 263—264
— — турбеллярий 239, 246 *, 247 *
Пищевод кольчатых червей 362, 363
— нематод 308 *, 309, 309 *, 312, 313 *, 317
— олигохет 379 *
— пиявок 394 *
— плоских червей 236
— трематод 258, 259 *
Плавательные колокола — см. Нектофоры
Плавательный пузырь — см. Пневматофор
Плазмодий 90, 90*
Плакида киноринх 343, 343 *
Планула 164, 165, 167, 194, 204
Пластинки кутикулярные 279
— опорные 280 *
Плероцеркоид 290, 291, 291 *, 292 *
Пневматофор 171, 171 *, 173, 191
Поколение гермафродитное трематод 257, 264
— обоеполое моногеней 282
— партеногенетическое моногеней 282
— — нематод 320
— — трематод 260—263, 263—266
Полиморфизм кишечнополостных 159, 170, 171, 172
— полихет 371, 372, 374
Полипоидная особь 171
— форма 155
Полипы гидроидных 156, 188, 189
— губок 168
— кишечнополостных 166, 167, 178
— коралловых полипов 200 *, 205, 213, 214 *, 215
Полифаги 22, 334
Половая система амфилиноидей 298, 298*, 299
— — гастротрих 302 *
— — камптозоа 355
— — киноринх 345
— — коловраток 334 *, 335, 336
— — моногеней 279
— — нематод 310, 312, 317
— — приапулид 353
— — скребней 348—349, 349 *
— — трематод 258, 259, 259 *
— — турбеллярий 242, 246 *, 247*
— — цестод 289, 290, 290 *, 291, 294, 295, 298
Половое отверстие 284 *, 358
Половые железы — см. Гонады
— клетки гидроидных 157
— — губок 133
— — коловраток 335
— — кольчатых червей 363
— — коралловых полипов 200
— — нематод 317
— особи полихет 372
Полость тела атриальная — см. Атриальная полость
— — вторичная — см. Целом
— — первичная — см. Протоцель
Полость тела губок 134
— — киноринх 344, 344 *
— — кольчатых червей 361
— — приапулид 353
Полярные кольца 81
Пороциты 129, 129 *
Поры губок 129, 129 *
Предстательная железа 336 *
Придатки тактильные 373
— хеморецепторные 373
Прикрепительная трубочка 301 *, 303, 303 *, 304 *
Прикрепительный аппарат 119, 120
— диск 277, 278, 279, 280 *, 281
— клапан — см. Клапан прикрепительный
Присоска брюшная 258, 266, 277
— задняя 284, 392, 394, 397, 403
— передняя 284, 392, 394, 399
— преклоакальная 323, 324
— ротовая 258, 259 *
Присоски аспидогастрид 277, 278 *
— гирокотилид 284
— зоомастигин 69, 69 *
— кишечнополостных 164
— моногеней 279
— нематод 323, 324
— пиявок 392—394, 397, 399, 403
— простейших 119
— трематод 258, 258 *, 259 *
— турбеллярий 252 *
— церкарий 266
— цестод 292, 293, 293 *, 294
Провизорный орган пиявок 396
Простатическая железа 242, 242 *
Протонефридиальная система гнатостомулид 254
— — плоских червей 238 *
— — трикладид 247 *
Протонефридий гастротрих 301 *, 303 *, 305
— киноринх 345
— коловраток 334 *, 335
— моногеней 279, 280
— немертин 360
— плоских червей 237
— приапулид 353
— скребней 349 *
— трематод 258, 261, 264, 266, 267 *
— церкарий 267 *
Протоцель 262
Процеркоид 290, 291, 292 *
Псевдометамерия 18 *, 19
Псевдоподиальное движение — см. Движение амебоидное
Псевдоподии (ложноножки) 14, 43
— гидроидных 185
— жгутиконосцев 60
— зоомастигин 68
— кишечнополостных 157
— книдоспоридий 90, 90*
— корненожек 43, 44, 45 *, 47
— радиолярий 54, 55 *, 80
— солнечников 58, 59
— споровиков 86 *

Р

Рабдитная железа 250 *
Рабдиты 239
Радиальные каналы гидроидных медуз 160, 160 *
— — кишечнополостных 158, 164,
— — сцифомедуз 160, 160 *
Развитие инфузорий 110
— киноринх 345
— коловраток 335, 336
— мизостомид 376
— нематод 313, 314, 315, 317, 318, 320, 321, 322
— немертин 358
— первичных кольчецов 364
— пиявок 396, 402
— плоских червей 237, 238
— полихет 373
— форонид 408
— цестод 289, 292, 292 *, 293, 297
Развитие партеногенетическое 282
— филогенетическое — см. Филогения
— эмбриональное 396
Размножение вегетативное 186
— обоеполое 257
— партеногенетическое 255, 257, 263, 305, 318, 330
— почкованием 125, 135 *, 165, 187 *, 374, 411
— — внутренним 108, 108 *
— — боковым 375 *
— — наружным 108, 134, 135 *

Размножение смешанное 330
— фрагментацией 136, 137
Размножение гастротрих 305—306
— гребневиков 230
— камптозоа 355
— кишечнополостных 164—167
— коловраток 338—342
— кольчатых червей 363, 364
— ксенотурбеллид 253
— нематод 328
— пиявок 398, 399, 402, 403
— плоских червей 237
— полихет 374
— простейших 44, 51, 81—84, 108
— турбеллярий 242
Размножение бесполое губок 134, 135, 135 *, 136, 137
— — жгутиконосцев 62—64, 69, 70
— — зоомастигин 72, 73, 75
— — инфузорий 105, 105 *, 106 *, 108, 112, 118 *, 120
— — кишечнополостных 165, 169, 169 *, 195, 208 *
— — коралловых полипов 204, 208
— — корненожек 48, 48 *
— — миксоспоридий 90
— — мшанок 411, 412
— — олигохет 378, 379, 380, 385
— — первичных кольчецов 363
— — полихет 369, 370, 371
— — саркодовых 51, 52, 56, 59
— — споровиков 82, 84, 84 *, 85, 89
— — турбеллярий 244, 247, 248
— — фитомастигин 62
Размножение половое волосатиков 346—347
— — гастротрих 305
— — гидроидных 186, 187, 194
— — гребневиков 230
— — губок 128, 133
— — зоомастигин 75
— — инфузорий 105
— — кишечнополостных 164, 165, 167, 170
— — коловраток 330, 335 *
— — кольчатых червей 363
— — коралловых полипов 164, 203, 204, 208—209
— — мезозой 234
— — мшанок 411
— — нематод 310, 318
— — олигохет 378, 380, 383, 385
— — пиявок 393
— — пластинчатых 124, 125
— — полихет 371, 372, 373
— — споровиков 79, 81, 85
— — трематод 259
— — турбеллярий 244, 250, 251
— — фитомастигин 64
Размножение почкованием губок 134
— кишечнополостных 165, 169, 169 *
— простейших 119 *
— червей 23
Раковина плеченогих 415, 418
— простейших 47, 48, 49, 50
Рамус (ветвь) 333, 333 *
Регенерация (самовосстановление) 136
— гидроидных 184, 185
— губок 136, 137
— инфузорий 101
— коралловых полипов 208, 210
— сгибающихся 355
— турбеллярий 248
Редии 255, 263, 273, 280
Редукционные тельца 136, 141
Редукция 14, 172, 258
Реснички гастротрих 302
— гребневиков 229
— инфузорий 95, 96, 97, 98, 101, 102, 104, 108 *, 113, 114 *, 119
— кишечнополостных 163
— коловраток 331, 333, 338
— коралловых полипов 209
— мшанок 411
— немертин 358
— олигохет 379
— плоских червей 235, 236 *, 237
— трематод 262 *
— турбеллярий 239, 241
Ресничные ямки 304, 361
Ресничный аппарат 109, 110, 112, 115, 122, 411
— купол (шатер) гребневика 229
Ретракторы 357, 350, 351 *
Ретроцеребральный орган 331, 334*, 335, 336 *
Рецепторы 311
Ризоподии 50, 51 *
Ропалий 159, 160, 160 *, 194
Рот гребневика 228, 228 *
— кольчатых червей 362, 364 *
— олигохет 380
— плеченогих 416
— плоских червей 236, 236 *
Ротовая воронка 104 *
— полость гастротрих 301 *, 303
— — моногеней 279
— — нематод 306 *, 312, 313 *, 317
Ротовое отверстие гастротрих 303 *
— — гидроидных 160, 167, 185
— — инфузорий 95, 100, 101, 102, 112, 117, 118 *
— — киноринх 344, 344 *
— — кишечнополостных 156, 158 *, 159, 160 *, 161, 161* , 163
— — коловраток 333, 334 *
— — коралловых полипов 209, 213
— — моногеней 279
— — мшанок 411
— — нематод 308, 309, 313
— — немертин 357, 358 *
— — плоских червей 236, 236 *
— — приапулид 350
— — трематод 258
Ротовые лопасти 158, 194, 195
Ручной аппарат 416, 418 *

С

Самки амиктические 339 *, 340
— амфотерные 340
— миктические 339 *, 340
Сегментация — см. Метамерия
Сегменты кольчатых червей 361
— олигохет 377
— пиявок 392, 395
Семенники амфилиноид 298, 299
— гастротрих 301 *, 304 *, 305
— гирокотилид 284 *
— коловраток 336, 336 *
— плоских червей 236 *
— скребней 348, 349 *
— трематод 258
— турбеллярий 242, 242 *, 245 *, 246 *, 247 *, 250 *, 252 *, 254 *
— цестод 289, 290, 290 *, 292 *
Семеприемник гастротрих 302 *, 305
— киноринх 345
— моногеней 279
— олигохет 378, 379 *
— трематод 259, 259 *
— турбеллярий 242
— цестод 289
Семепровод амфилиноидей 299, 298 *
— гастротрих 301 *, 302 *, 303 *
— олигохет 379 *
— скребней 348, 349 *
— трематод 259, 259 *
— турбеллярий 242
— цестод 289, 290 *
Сенсиллы плоских червей 237
— трематод 261, 264, 266, 268, 269
— цестод 287
Септа волосатиков 347
— кишечнополостных 159, 161
— коралловых полипов 207, 213
Сикон 129, 130, 130 *, 134, 149
Симбиоз 21, 22
— губок 141
— зоомастигин 74
— инфузорий 101
— кишечнополостных 173—175, 177
— коралловых полипов 217
— полихет 369, 374
— радиолярий 54, 57
Симбиоз 24, 173, 217

Симбиоз комменсализм (нахлебничество) 21, 22, 24, 141, 173, 315
— мутуализм 22, 141, 173, 177, 218
— паразитизм 8, 14, 21, 22, 23, 24, 141, 173, 177, 178, 189
Симбиотические взаимоотношения 116—117
Симбионты 23
— жгутиконосцы 66, 75
— коралловые полипы 217, 218, 223
— корненожки 51
— турбеллярии 243, 244
Симметрия 15
— билатериальная (двусторонняя) 9, 16, 16 *, 18, 161, 207
— гетерополярная 15, 16
— гомополярная 15, 16
— двухбоковая 15, 16
— лучистая 151
— радиальная 136, 161, 211, 228
— радиально-лучевая 15, 16, 16 *
— радиально-осевая 15, 16, 16 *
Синцития 130, 149, 336
Сифоноглифы 16
— кишечнополостных 161, 162, 171
— шестилучевых кораллов 207, 211, 213
Сифонозоиды 171, 200, 202, 205, 206
Скалиды 343, 344 *, 350, 353
Скелет известковый 130 *, 162, 169, 214
— кремневый 55, 56, 61
— минеральный 55, 59, 130
— органический 162
— роговой 147, 162, 169
Скелет губок 130, 140, 150
— инфузорий 119
— кишечнополостных 161, 162, 169
— кораллов 200, 200 *, 213, 214
— мшанок 408
— пиявок 392
— простейших 55, 56, 61
— радиолярий 55, 80
Склериты 161, 162, 162 *, 174, 202
Склероциты 129, 149, 150
Сколекс зародышей 295, 296
— цестод 285, 286, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297
Совокупительный орган гнатостомулид 254, 254 *
— — пиявок 393
— — плоских червей 236 *, 238
— — скребней 348, 349 *
— — трикладид 247 *
— — турбеллярий 241 *, 242, 242 *, 245 *, 250, 252 *
Сомиты — см. Сегменты
Сперматофоры 345, 393
Спикулы губок 130
— инфузорий 119
— кишечнополостных 161, 162
— коралловых полипов 197, 198, 200, 201, 202 *, 205
— нематод 309
— простейших 55, 56
Спинобласт 412, 413 *, 414
Спонгин 150, 152
Спорогония 79, 79 *, 81 *, 85, 89
Спорозоиты 79, 81, 83, 84, 85, 87
Спороцисты 83
— дочерние 257, 263, 264
— материнские 255, 255 *, 257, 262, 263, 273, 275, 276, 276 *
— мешковидные 265 *, 271
— нитевидные 265 *
— червеобразные 265 *
Споры 24, 83, 85, 90
Стадия анабиоза 24
— инвазионная 323
Статобласты 412, 414
Статолит 158, 160, 229, 241
Статоцисты (аборальный орган) 17
— гребневиков 228, 228 *, 229, 229 *
— кишечнополостных 158, 194
— кольчатых червей 364
— плеченогих 417
— плоских червей 237
— турбеллярий 241, 246 *, 253
Стебель (стебелек) инфузорий 104 *, 105, 105 *, 106, 107, 108, 417*
Стилет кишечнополостных 163 *
— нематод 308 *, 309, 309 *, 319
— трематод 267 *, 269
— цестод 298
Стилет кутикулярный 269
— хитиновый 298
Столон 178, 178 *, 198
Стома 309, 311
Стрекательные капсулы кишечнополостных 162, 163, 164, 171, 174
— — простейших 90 *, 90, 93, 93 *
— клетки кишечнополостных 154, 158, 162, 163, 171, 181, 207, 211
Стробила сцифоидных 165, 166 *
— цестод 285, 289, 291, 293, 296
Строение амфилиноидей 298
— волосатиков 346, 346 *
— гастротрих 301 *, 302—305
— гидроидных 159, 160, 184, 185
— гирокотилид 284, 284 *
— гнатостомулид 254, 254 *
— гребневиков 228—231, 232, 233
— губок 130, 131 *, 132, 134, 136
— инфузорий 48, 54, 58, 60 *, 61, 62—72, 77, 90, 95, 101, 104, 112, 115, 117, 118, 119
— камптозоа 355
— киноринх 343—345, 343 *, 344 *
— коловраток 328—336, 329*, 332*
— кольчатых червей 361—363, 362 *
— коралловых полипов 161, 172, 209, 213, 214, 215, 216 *
— корненожек 43, 44, 44 *, 45
— ксенотурбеллы 253, 253 *
— мезозой 234
— моногеней 278
— мшанок 410 *, 411, 411 *
— нематод 306—317, 319, 320, 322—324, 326
— неметрин 357—360, 359 *
— олигохет 377, 378, 379, 380, 381, 383, 385, 386, 388, 389, 390
— первичных кольчецов 364, 364 *
— пиявок 392—393, 394—406
— пластинчатых 124, 125 *
— плеченогих 415—417, 417 *
— плоских червей 235—237, 236 *
— полихет 364, 368, 373—376
— приапулид 350—353, 351 *
— скребней 348, 349 *
— сцифоидных 160, 160 *, 196, 197
— трематод 255, 257, 258, 276
— турбеллярий 239—242, 245, 246, 247, 247 *, 249, 250, 251, 252 *
— цестод 285, 286, 287 *, 290, 290 *, 291, 293, 293 *, 294, 296, 297
Строение личинок 261, 370
— спороцист 262—265
Субгенитальные ямки 159, 160 *
Сумка цирруса 259, 259 *
Сцифистома 159, 165, 195, 197

Т

Таксис 98, 261, 268, 269
Тангорецепторы 306*, 308, 311, 312 *
Тегумент 235, 258, 264, 277, 278
Тека 157, 182
Тельце Мелиса 259, 259 *, 289, 299
Трихоцисты 95, 95 *, 96*, 97 *
Трохофора 363, 364, 370, 372 *
Трохус 333, 333 *
Трубки киноринх 344, 344 *
— полихет 367, 368
— форонид 407

У

Урогенитальный орган 351*, 353
Усики 233, 362, 364
Устье (оскулюм) губок 129, 129 *, 134, 137, 140, 141, 143, 146, 151

Ф

Фасциолез 273
Фибриллы 60, 96 *, 163 *

Фибриллярные компоненты 81
Филаменты моногеней 280, 280 *
Фильтраторы 22, 146, 376, 411, 417
Фильтратный аппарат плеченогих 416, 418
Фолликулы амфилин 299
— гвоздичников 290
— желточные 284 *, 298, 299
— семенника 284 *
Фоторецепторы 306*, 378
Фототаксис 269, 280
Фотоциты гребневика 230
Фронтальный орган турбеллярий 241
Фрустулы 188, 189, 189 *
Фулькрум (подпорка) 333, 333 *

Х

Хеморецепторы 104, 247, 304, 373
Хемотаксис 98 *, 269, 280
Хитиновая капсула 162, 163 *
Хитиновые нити 215 *
Хитиноидные пластинки 280 *
Хищные гребневики 233
— гидроидные 182, 186, 192
— инфузории 103, 104, 110, 115, 120
— кишечнополостные 179
— коловратки 334
— коралловые полипы 203, 209
— нематоды 311, 312—313
— немертины 357
— олигохеты 380
— пиявки 391, 393, 404
— полихеты 366, 368 *, 373
— приапулиды 354
— сцифоидные 196
— трематоды 264, 271
— турбеллярии 241, 243, 247, 250
Хоанодерма 129, 130
Хоаноциты 129, 131—134, 149
Хобот (хоботок) амфилиноид 299
— киноринх 344 *, 344
— коловраток 337, 343, 343 *, 344
— кольчатых червей 386, 393
— немертин 357, 358 *
— пиявок 393, 396
— приапулид 350, 351 *
— скребней 348, 349 *
— трематод 261, 262 *
— турбеллярий 250 *
— цестод 286, 292, 293, 294
Хозяин 23, 45, 46
— дефинитивный 326, 327
— дополнительный 257
— окончательный 257, 275—278, 291, 299
— промежуточный амфилиноид 298
— — аскарид 324, 325
— — гирокотилид 284
— — моногеней 282
— — трематод 255, 255 *, 257, 268, 269, 270, 270 *, 273, 274, 276, 277
— — цестод 290, 291, 292, 295, 298
— резервуарный 270, 322, 325, 326
Хроматофоры 61 *, 64, 66, 230

Ц

Целобластула 133 *, 134
Целом (вторичная полость) 8, 18
— кольчатых червей 361, 362, 362*, 377, 395
— щупальцевых 407, 408, 410*, 416
Ценосарк 160, 168, 169, 171, 198, 213
Центральная капсула 54
Ценур 296
Церинула 212
Церкарий 255, 257, 264, 265 *, 266—272, 273—276
Цикл развития споровиков 79, 81
— — моногеней 283, 284
— — рабдитид 318
— — скребней 348—349
— — трематод 261, 262
Цикл развития экзогенный 81, 83
— — эндогенный 81, 83
Циклиды 207 *, 210
Цикломорфоз 328, 337
Цирры 14, 102*, 103, 115
— гастротрих 302, 303 *
— иглокожих 225
— простейших 115
Циртоциты 237, 238 *, 305
Цистицерки (финны) 293, 294, 297
Цисты 24, 26
— зоомастигин 69, 72
— инфузорий 112, 112 *, 118, 118 *
— корненожек 46, 47
— споровиков 79, 84
— трематод 277
Цитоплазма жгутиконосцев 66, 66 *, 67, 70, 73
— инфузорий 95, 97, 107, 109, 119
— книдоспоридий 90
— простейших 43, 44, 46, 50
— споровиков 79, 82
Цитоплазматический мостик 63, 107
Цитостома 82

Ч

Чашечка 159, 196, 355, 356
Челюсти коловраток 330
— олигохет 386
— пиявок 394 *, 402, 403
— полихет 374
Чередование поколений (метагенез) гетерофазное 53
— — кишечнополостных 164, 165, 166, 167, 170, 257
— — многощетинковых кольчецов 371, 372, 373
— — моногеней 280, 282
— — нематод 318
— — простейших 51, 81
— — трематод 255, 257
Чешуя (чешуйки) 9, 301, 303*
Членики цестод 291, 292, 297
Чувствительные волоски 160, 287
— жгутики 301 *, 303, 410

Ш

Шизогония 23, 72, 82—86, 88, 89
Шизонт 81 *, 82, 83 *, 85, 88, 93 *
Шиповито-колосистые выросты мшанок 410, 412 *
Шистосоматозы 275—276

Щ

Щетинки 15
— кольчатых червей 361, 362 *
— нематод 310, 311
— олигохет 378 *, 380, 383, 385, 386, 389
— пиявок 394, 395 *
— плеченогих 416
— полихет 366, 367
Щетинки апикулярные 362
— брюшные 362, 377
— соматические 311
— спинные 362 *, 377
— чувствительные 343 *, 344, 394, 395
— эластичные 103
Щетинковые рецепторы нематод 311
Щупальца гидроидных 182, 184, 188
— гребневиков 228 *, 229, 229 *
— инфузорий 107 *, 108
— кишечнополостных 156, 158—164, 172, 173
— кольчатых червей 363, 364
— мшанок 410, 410 *, 411
— плеченогих 416
— турбеллярий 252 *
— кораллов 207, 209, 211—213, 215
Щупальцевый аппарат 407 *

Э

Эволютная раковина 50
Эволюция жгутиконосцев 76
— моногеней 283—284
— плеченогих 418
— приапулид 354—355
— простейших 122
— саркодовых 59

Эволюция турбеллярий 252—253
— цестод 285
Эволюция дивергентная 13
— животного мира 13—20, 127
— морской фауны 11
— симметрии 15
— форм движения 14, 15
Эврибатность губок 139
Экскреторная пора 238, 247, 299
Эктодерма 8, 15
— актиний 207, 209
— гидроидных 183, 191
— гребневиков 231
— губок 128, 134
— кишечнополостных 154, 156—162, 164
— трихоплакса 126
Эктопаразиты 112, 278, 283
Эктоплазма жгутиконосцев 60, 68, 68 *, 72
— инфузорий 95, 101
— книдоспоридий 90
Эктоплазма корненожек 46, 46 *
— солнечников 54, 58, 58 *
Эмбриогенез соматический 136, 137
Эмбриональная камера 51, 52
Эмбрионы 259, 263, 264, 301*
Эндодермальные каналы 161, 162 *, 198*, 200, 203
Эндопаразитизм 81, 84, 113, 120, 255
Эндопаразиты 121, 255, 283
Эндоплазма жгутиконосцев 65, 68
— инфузорий 95, 100, 101, 108, 119
— книдоспоридий 90
— корненожек 44, 44 *, 46
— солнечников 58, 58 *
Эндоплазматическая сеть 82, 82 *
Энтодерма 8, 15
— гидроидных 185
— гребневиков 231
— губок 128, 134
— кишечнополостных 154, 156—162, 164
— сцифоидных 191
Эпибионты полихет 367
Эпидермис вакуолизированный 302, 303, 305
— клеточный 303
— мерцательный 302
— синцитиальный 303
Эпизоотия 88, 277, 283
Эпистом 407, 410 *, 411
Эпителий киноринх 343
— немертин 357
— олигохет 377
— приапулид 350, 351 *
— трихоплакса 125
— турбеллярий 239
Эпителий «брюшной» 127 *
— выстилающий 185
— кишечный 236, 253
— клеточный 236 *
— кроющий 129, 130
— покровный 239, 343, 350
— ресничный 253
— симпластический 235, 236*, 239
— синцитиальный 303
— «спинной» 125 *
Эпитокия 372, 374
Эритроциты 85, 86 *, 87, 88
Эфира 165, 166 *
Эхинококкоз 295

Я

Яд губок 146
— кишечнополостных 162, 163, 164, 177, 211
Ядерный аппарат 50, 113, 117, 120, 121, 122
Ядерный дуализм 121, 122
Ядро амебы 44
— жгутиконосцев 61, 66 *, 69, 74 *
— инфузорий 97, 113 *
— книдоспоридий 90
— корненожек 44 *, 46, 47 *, 48*
— солнечников 58 *, 59
— споровиков 77 *, 79, 81 *, 84 *
— фораминифер 51, 52
Ядро гаплоидное 99
— клеточное 82, 97, 157 *
— — гаплоидная фаза 52, 56, 99
— — диплоидная фаза 52, 56, 99
— мигрирующее 99, 100 *
— полиплоидное 56
— стационарное 99, 100 *
— стрекательной клетки 165 *
Яйца амфилиноидей 298
— анофелеса 87
— волосатиков 347, 347 *
— гастротрих 301 *, 303 *
— гидроидных 186, 194
— губок 133
— кишечнополостных 165, 166 *
— коловраток 335, 335 *, 339
— ксенотурбеллид 253
— ленточных червей 291, 297
Яйца моногеней 280, 280 *
— нематод 308 *, 310, 312, 313 *
— пиявок 402, 405
— плоских червей 238, 254, 261
— скребней 348, 349, 349 *
— турбеллярий 241 *, 250
Яйца амебоидные 125
— амиктические 335 *, 340
— латентные 305
— мектические 340
— партеногенетические 255, 261, 263, 339, 339 *, 340
— покоящиеся 336, 339, 340, 341
— субитанные 305
Яйцеводы 259, 289, 378, 379 *
Яйцевые комья скребней 349, 349 *
Яйцеживорождение моногеней 280
Яичники амфилиноидей 298
— гастротрих 301 *, 302 *, 305
— гирокотилид 284 *
— гребневиков 230
— коловраток 334*, 335
— нематод 308 *
— олигохет 379 *
— трематод 259, 259 *
— турбеллярий 242, 242 *, 245 *, 246 *, 247 *, 254 *
— цестод 289, 290, 290 *
— эноплий 312, 313 *

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

А

Аглаофения 181, 181 *
Адамсия 174, 175
Акантария 56, 57
Акантобделла 361, 394, 395
Акантодрилиды 389
Акропора 222, 225, 240, 256, 288
Актинии (морские анемоны) 156 *, 156, 162, 163, 173, 174, 176, 178, 207—211, 208 *, 240
Актиния 22, 174
— австралийская 178
— корковая 142
— пелагическая 207
— примитивная 207
— роющая 207, 208, 210
— толсторогая 209
Алаурина 245, 245 *
Альвеококк 294 *, 296
Альционарии 156, 177, 197—200, 203, 217, 223, 226
Амеба дизентерийная 45—46, 47 *
— протей 43—45, 44 *
— раковинная 306
Амфилина 298
Амфилиниды 235
Амфилиноидеи 298—299
Амфиприоны 177
Анизакиды 325
Анкилостомиды 322
Аннелиды — см. Черви кольчатые
Аноплодииды 251
Аноплодиний 115
Аноплофрий 119
Аноплоцефалиды 297
Антарктическая каллианира 232
Антипатарии 156, 168, 213—214
Антозоа — см. Полипы коралловые
Антомастус 200, 200 *
Анхистропусы 187
Аральский шип 178
Археобделла 405, 405 *
Архианнелиды 361, 363—365, 368
Архигетес 285
Археофоры 239
Арцелла 47, 47 *
Аскарида 324—325, 324 *
Аспидогастриды 277—278, 278 *
Астоматы 118—120, 119 *
Асцидии 32, 173
Атергатес 225
Атииды 252
Аурелия 160 *, 166, 176, 194
Афродитиды 374
Ацелы — см. Турбеллярии бескишечные

Б

Байкалобделла — см. Пиявка рыбья
Бактерии 46, 51
Балантидий 117—118
Балянусы 142, 145
Батракобделла 397
Бделоидеи 305
Беззубка 277
Беломорская герсемия 199, 240
Берое 228, 230, 233, 288
Бипалиум 249, 249 *
Битотиара — см. Медузы гидроидные
Бокоплавы 33, 141, 142
Болинопсис 230, 233, 288
Бранхиоцериантус 156
Бранхиура 385
Брахиоподы — см. Плеченогие
Бугенвиллия 167

В

Вексиллюма 233
Велелла (парусник) 176, 192—195
Венерин пояс 231, 233, 288
Веретиллум 204 *, 205
Верметус 224
Витрэлла изменчивая 288
Власоглав 314, 315
Внутрипорошицевые 355
Водяной ослик 33, 247
Волосатики 346—348, 347 *
Волосатиковые 300
Воротничковые 67
Восьмирук 196
Вухерерии 327

Г

Галаксея 222
Галаксонии 202, 203
Галатеантемиды 207
Галобатес 193
Гаплодикус 243, 243 *
Гаплотаксиды 385—386
Гаптофрия 119
Гастрея 125, 126
Гастротрихи 300—306
Гастрохена 221
Гвоздничники 290, 290 *
Гелобделла 384, 398
Гементерия — см. Пиявка черепашья
Геобия 249
Геодия 135, 136, 150, 151 *
Герпобделлиды — см. Пиявки глоточные
Герсемия 199, 240
Гетерорабдитисы 318
Гетеротиленхи 320
Гетероцентротус 225, 240
Гиалонема 142, 142 *
Гидра 136, 184—187
Гидрактиния 156 *, 174
Гидриды 184
Гидрозоа 19, 174
Гидроидные 159, 164—166, 181—193
Гидроиды 144, 159, 168, 170, 172, 173, 174, 181 *, 182, 182 *, 193
Гидрокораллы 144, 155, 176
Гименолепидиды 297
Гименолепсис ланцетовидный 298
Гиратрикс 242 *, 250
Гиродактилюс 282, 283 *, 283
Гирокотилиды 235, 284, 284 *
Глауксус 193
Глоссифонида — см. Пиявка байкальская
Гнатостомулиды 235, 254—255, 302
Голотурии 141, 174, 222, 226
Голубая тинерфа 231
Гомалорагиды 343, 344
Гонактинии 207, 208, 209
Гониумы 62, 63

Горгонарии 158, 169, 200—203, **240**
Гордионусы 347
Граффиллиды 251
Гребешок 226
Гребневики (ктенофоры) 14, 16, 19, 32, 153, 228—233, 228 *, **288**
Губка 127 *, **144**
— бодяги 33, 129 *, 136, 146, 152
— байкальская **80**, 148, 152
— геодия 135, 150, 151
— гиалонема **80**, 139, 148, 150
— далматинская 147
— клиона **144**, 151
— конская 138
— корзинка Венеры **80**, 142, 147*, 148, 150
— кубок (чаша) Нептуна **80**, 151
— левантийская 147
— миксилла 142 *, 152
— монорафис 150
— морской апельсин 135, 137, 138, **144**, **151**
— морской гриб 138, 151
— морской ершик 138, 139, 152
— морской каравай **80**, 129 *, 137, 140, 143, 152
— обыкновенная 128, 138, 150—152
— Росса 140, 141, 150
— туалетная 146, 147 *
— халиклона 152
Губки 8, 9, 22, 32, 33, **80**, 128—152, **144**, 153
— известковые **80**, 128, 130 *, 133 *, 134, 138, 139, 146, 148—149
— кремнероговые **80**, 132 *, 133 *, 134, 138, 139, 140, 146, 152
— кустистые 150
— многоустьевые 137, 137 *
— мясистые 150
— настоящие роговые 152
— пробковые 141, 142, **144**, 151
— сверлящие 143—145, 151
— стеклянные шестилучевые **80**, 128, 131 *, 135, 138—140, 142, 143, 148—150
— четырехлучевые **80**, 131 *, 134, 135, 136, 138, 139, 141, 150—152

Д

Дактилогирусы 281, 282 *, 283
Далиеллида 250
Далиеллиоидные 250
Двуслойные — см. Лучистые
Двусторонне-симметричные (трехслойные) 8, 69, 153, 155, 235
Двуустка кошачья 273 *,274, 275 *
— ланцетовидная 273, 274
— печеночная 258, 263, 268, 272, 273
Дендробена 388
Дидиморхисы 251
Дидиний 104
Динофилиды 364
Динофлагелляты (перидинеи) 64, 65
Дискомедузы 155
Дителенх 319, 320
— луковично-чесночный 308 *, 320
Диффлюгия 47, 48
Дициемиды 234
Дорилаймида 311—312
Древние пиявки 394—395
Дугезия 247 *, 248 *, 249

Ж

Жгутиковые 11, 54, 339
Жгутиконосцы 14, 59, 60, 60 *, 61, 64, 76, 121, 122, 217
— животные 61, 67—76
— панцирные 62—66, 177, 217
— паразитические 68—73, 75, 76
— растительные 61—67
Жемчужницы морские настоящие 226
Живые фонари 179

З

Звезды многолучевые 224
— морские 141, 226, **240**
Зимокка — см. Губка туалетная
Змеехвостки 141, **144**, 222
Зоантарии 164, 168, 173, 212—213
Зооксантеллы 22, 54, 177, 217
Зоомастигины — см. Жгутиконосцы животные
Зоотамний 106, 107

И

Иглокожие 9, 10 *, 12, 14, 19, 21, 32, 118, 120, 182, 224
Изидиды 203
Инфузории (ресничные) 11, 14, 24, 33, 40, 59, 95, 108, 110, 113, 115, 117, 306, 336, 339
— безротые — см. Астоматы
— брюхоресничные 102, 102 *, 187
— ихтиофтириус 110—112
— кругоресничные 104—107, 104 *, 105 *, 109, 112, 113
— разноресничные 102
— сосущие 108—109, 108 *
Инфузории кишечного тракта животных 113, 115—117, 120
— морские 111 *
— планктонные 109, 109 *
— растительноядные 104
— хищники 103—104, 117 *
Инфузория балантидий 117—118
— триходина 112—113
— трубач 101, 102 *
— туфелька 95—101
Ихтиобделла — см. Пиявка байкальская
Ихтиобделлиды — см. Пиявки рыбьи
Ихтиофтириус 110, 112, 112 *

К

Калаппа 225
Камалланины 326
Кампанулярия 167, 182 *
Камптозоа 300, 355—356, 356 *
Катенулиды 239, 244
Кинетопластиды 67
Киноринхи 300, 343—346, 344 *
Кишечнополостные 9, 14, 32, 33, 128, **144**, 154—227, 169 *, **176**
Клионы — см. Губки сверлящие
Книдоспоридии 90—92, 122
Кокцидии 81—84, 82 *
Коловратки 11, 14, 19, 20, 24, 26, 33, 59, 300, 306, 328—346, **352**
Колючеголовые 14, 300
Кольчецы **352**, 361, 362, 362 *
— малощетинковые — см. Черви малощетинковые
— многощетинковые — см. Черви многощетинковые
— первичные — см. Архианнелиды
Конволюта 22, 243, 243 *
Конуляты 180
Конус 222, **288**
Коралл акропора 154 *, 240
— белый (изидид) 203
— благородный 156 *, **176**, 201
— веер Венеры 202
— грибовидный 217, **256**, **288**
— жгучий 223
— красный —см. Коралл благородный
— лобофилия 215, 222, **240**
— органчик 169, 173, 198
Кораллы восьмилучевые 143, 155, 160—162, 168, 170, 180, 197—206, **240**
— корковые 156
— мадрепоровые 35, 156, 214—219, 216 *, 221, 227, **256**, **288**
— мягкие — см. Альционария
— роговые — см. Горгонарии
— солнечные 156, 223
— шестилучевые 156, 160, 161, 161 *, 162, 169, 171, 207—219
— шипастые — см. Антипатарии
Кордилофора 189, 190, 190 *

Корине 159 *, 165, 181, 182, 183 *
Корненожки 14, 24, 26, 33, 43—54
— раковинные 47—48
Корнерот (ризостома) 144, 165, 197
Корономедузы 156, 179
Кофобелемнон 204 *, 205
Краспедакуста 187, 188, 188 *
Креветки 24, 27, 142, 193, 224
Кренатула 226
Крестовички 144, 164
Криодрилиды 389
Кроссота 179
Крылороги 222
Ксенотурбеллиды 235, 253—254
Ксеробделлы 404
Ксифинема 312
Ктенофоры — см. Гребневики
Кубомедузы 155, 163
Кульциты 226, 288
Кунина 177

Л

Лампетия 232
Лейкотия многорогая 232 *, 233
Лейшмания 61, 71
Лентецы 23, 291—292, 292 *
Лептолиды 158
Лигула (ремнец обыкновенный) 291
Лима 226
Лингулиды 417
Лироктеис 232, 232 *
Литофага 221
Лобифериды 233
Лобофиллия 215, 222, 240
Лофохелия 218, 218 *
Лопиферы 354
Луковая роса 320
Лучевики — см. Радиолярии
Лучистые (двуслойные) 153
Люмбрикулиды 386
Люмбрициды — см. Черви дождевые настоящие
Люцернария 196

М

Мадрепорарии 177, 226
Мазостомиды 376
Маккабеус 353 *, 354
Макродазиды 302, 303, 304, 305, 306
Макростомиды 239, 244—245
Маримермитиды 313—315
Мегасколециды 389
Медуза ушастая — см. Аурелия
Медузы 14, 16, 32, 167, 179, 180
— гидроидные 156—159, 176, 179, 182, 183, 183 *, 184
— корнеротые 155, 159
— сцифоидные 156 *, 162, 165, 166, 176, 177, 179, 194
— сидячие 196—197
Мезозои 234
Мезоцестоидат 292
Менилелла 119
Меризия 190, 190 *
Мермитиды 313—315
Мертензия 228, 230, 232, 288
Метастронгилюсы 322
Мизостомиды 376
Микроплана 249, 249 *
Микроспоридии 42, 93—94
Микростомум 244, 245 *
Миксоспоридии 90—92
Митилиды 367
Многоустка лягушачья 281, 284
Мозговик овечий (мультицепс) 296
Мозговики 215, 220, 222, 227
Моллюски (мягкотелые) 9, 11, 14, 19, 21, 25, 29, 32, 36, 118, 142 *, 182, 221, 226, 240, 276, 277, 288
— брюхоногие 23, 24, 33, 174, 187, 224, 278, 288
— головоногие 12, 141, 174, 234
— голожаберные 141
— двустворчатые 11, 17, 22, 33, 142 *, 143, 224, 277, 278
— однокрышечковые 6, 12
— переднежаберные 274
— хищные 174, 175
Мониезия экспанза 297, 297 *
Монилигастриды 390
Монобрахиум 156
Моногенеи 235, 278—284
Мононх 313, 313 *
Мононхиды 312—313
Морская гвоздика 211
— мышь (афродита) 352, 366, 384
Морские анемоны — см. Актинии
— ежи 120, 227, 240, 288
— желуди — см. Балянусы
— козочки 148, 182
— колпаки — см. Талассокалициды
— лилии 225, 288
— огурцы (гребневики) 231, 233
— пауки 182
— перья 156, 168, 172, 179, 203—206
— уточки 142, 193
— финики (камнеточцы) 224
Морское перо (пеннатула) 155 *, 173, 174, 176, 205 *, 206
Морской таракан 24, 25
— меч 233
Морщинистая сертулярелла 184 *
Мультицепс — см. Мозговик овечий
Мшанки 9, 10 *, 18, 19, 32, 33, 175, 193, 384, 407, 408—415
— голоротые 410 *, 411—413, 415
— покрытоprotые 410 *, 411—413, 415
Мягкие кораллы — см. Альционарии

Н

Наидиды 378, 380—381, 382 *
Нассула 104
Науплиусы 339
Нематоды 13, 19, 23, 24, 33, 110, 300, 306—327, 350
Немательминты 300—356
Немертины 9, 15, 17, 18 *, 19, 179, 352, 357—360, 358 *
Неофоры 239
Нереиды 366, 374
Нериллиды 365
Нефтииды 199
Ночесветка 65, 66 *

О

Обелия 144, 166, 181, 181 *
Окнеродрилиды 390
Оксипостия 243
Оксиуриды 323—324
Олигохеты — см. Черви малощетинковые
Онхоцерки 328
Опалиниды 72
Опунция 221
Ореастер 226
Ортонектиды 234
Орбицелла 221, 222
Острица 323, 323 *
Офриосколециды 115, 116, 117
Оцирописис прозрачный 232 *, 233

П

Павона 225, 226, 256
Пагурус 178
Панданус 221
Пантахогон 181
Паразои 128
Парахордодесы 347
Парусник — см. Велелла
Пелагия 167
— ночесветка 179
Пеннатулярии — см. Морские перья
Перидинеи — см. Жгутиконосцы панцирные
Перионикс древесный 389
Перловица 277
Пескожил 352, 368, 369 *
Писциколиды — см. Пиявки рыбьи
Пиявка 361, 362, 391—399

Пиявка байкальская 398 *
— — эндемичная 401, 401 *, 402
— конская (нильская) 384, 403
— ложноконская большая 384, 392 *, 394 *, 403—404
— медицинская 384, 392, 402—403
— птичья 392, 393 *
— рачья 386
— рыбья 384, 392—394, 400—402.
— черепашья (гементерия) 397
Пиявки 15, 17, 20, 33, 363, 384, 391—406, 392 *
— бесхоботные 395, 402—406
— глоточные 393, 394 *, 404—406
— древние 394—395, 395 *
— настоящие 394, 396—406
— плоские (глоссифониды) 396—399
— птичьи 396—397
— рыбьи 399—402, 403 *
— хоботные 393, 395—402
— челюстные 393, 402—404
Планарии — см. Трикладиды
Планес 193
Планула 180
Пластинчатожаберные — см. Моллюски двустворчатые
Пластинчатые 124—127
— животные 153
Платигира 215
Плевробрахия 232, 288
Плектиды 316
Плеченогие (брахиоподы) 9, 18, 19, 32, 173, 384, 407, 415—419
Подабация 222
Полигордиус 364
Поликладиды 239, 241, 245
Полинойды 374
Полимастии 138, 140, 151
Полипластрон 115
Полиподиум 180, 180 *, 181, 191
Полипы 156 *, 158, 183
— гидроидные 144, 156, 165, 166, 169 *, 170, 172, 183
— коралловые 144, 157*, 162, 164, 168, 172, 176, 180, 197—227
— сцифоидные (сцифистомы) 161, 177, 180
Полихеты — см. Черви многощетинковые
Поритес 221
Пориты 222, 256
Порпита 192, 193
«Португальский военный кораблик» — см. Физалия
Поциллопора 223, 240, 256
— оленьи рога 225
Приапулиды 19, 300, 346, 350—355
Пристины 381, 382 *
Прогнихтис 195
Просериаты 239, 245—246
Протисты 42
Протодрилиды 364
Протоклепсис —см. Пиявка птичья
Протореастер 226, 240
Псевдофиллидеи 290—292

Р

Рабдитиды 316, 317—319
Рабдития 310, 316—328
Радиальные 8, 153
Радиолярии (лучевики) 10 *, 15, 16, 22, 32, 54—58, 80, 109
Радиофрия 119
Рапана 26
Раткеа 179, 181
Ремнец обыкновенный — см. Лигула
Ремнецы 290—291 , 291 *
Ренходемида 249
Ретронектиды 244
Ризомастигины 68
Ризостома — см. Корнерот
Ринходемус 248, 249 *
Ришта 326
Ропилема съедобная 195, 195 *
Ротатории — см. Коловратки

С

Сабеллиды 375, 384
Саккоциррусы 365
Сальпы 167
Саркодовые 11, 14, 15, 43—59, 121
Саркофитон 226
Свайник-великан 314
Сгибающиеся — см. Камптозоа
Седиментаторы 376
Силлиды 352, 374, 384
Симбиодиниум 217
Симфиллия 222
Сингамусы 322
Сипункулиды 224
Сифонофоры 14, 32, 155 *, 159, 163, 171, 171 *, 172, 173, 191
Склераксонии 201, 202
Склерактинии 214—219
Сколециды — см. Черви низшие
Скребни 348—350, 349 *
Скрябилланиды 327
Скутариеллиды 252
Соленофиломорфиды 244
Солитер бычий — см. Цепень бычий
— свиной — см. Цепень свиной
Солнечники 58—59
Спайник парадоксальный 282, 283
Спиониды 375
Спирографис 352, 376
Спируриды 326—328
Спонтикола 142
Споровики 22, 24, 77—90, 122
Ставромедузы 156, 196
Стеностомум 244
Стефаносцифусы 180
Стилонохия 101—103
Стилофора 225
Стилярия 381
Столониферы 198
Стробилидий 120
Стронгилиды 321—323, 322 *
Субулюры 324
Сувойка 104, 105
Суктории — см. Инфузории сосущие
Сцифистома — см. Полипы сцифоидные
Сцифозоа 19
Сцифоидные 155, 159, 164, 165, 166 *, 194—197

Т

Талассокалициды 231, 233, 233 *
Текстоворатора 224
Телестации 198
Телязии 326
Темноцефалиды 239, 251
Темноцефаллы 252, 252*
Тенииды 292
Теребеллиды 375
Тетраринходы 286
Тиаропсис 183 *, 184, 194
Тиленхиды 319—321
Тинтинниды 109
Тифлопланида 250
Тихоходки 24, 26, 306
Токсокар 325
Токсопнеустес 226
Томоптеры 374
Трахилиды 155, 158, 167, 179, 352
Трематоды 22, 23, 235, 255—277
Трехслойные — см. Билатеральные
Тридакна 217, 224, 240, 288
Трикладиды 241, 246—249, 247 *
Трипаносомиды 71, 76
Трипаносомы 14, 61, 71
Трипнеустес 226
Трихина (трихинелла) 23, 315, 315 *
Триходины 112, 113 *, 187
Триходориды 311
Триходорус 312
Трихомонада 68, 69
Трихонимфа 74
Трихоплакс 124—127, 302
Трихоцефалиды 314
Трохета 406
Трохус 225, 240, 288

Трохофора 302
Трубочники (тубифициды) 381—385
Тубилюхус 350, 353 *
Тубипора 198
Тубифекс 290, 380 *
Тубифициды — см. Трубочники
Турбанеллиды 304
Турбеллярии (черви ресничные) 9, 11, 14, 17, 19, 59, 118, 119, 187, 193, 239—253, 288, 336, 350, 357
— бескишечные 239, 241, 243—244
— прямокишечные 239, 250—251
Турбинарии 222, 222 *, 256
Турбо мраморный 225, 288
Тьялфиелла 232, 232 *

У

Удонеллиды 239, 252
Улитка-катушка 277
Улитка переднежаберная 276, 277
Умбеллулы 170, 204, 204 *, 205
Урцелярииды 112

Ф

Фавитес 221
Фавия 215, 256
Фагоката 248, 249
Фагоцителлозои 124—127
Фекампииды 251
Фергузонина 321
Физалия 32, 163, 191, 192, 192 *
Филеллума 173
Филлодоциды 373
Филяриины 327
Фитомастигины — см. Жгутиконосцы растительные
Флоскулярия 331
Фораминиферы 10 *, 18 *, 19, 31, 32, 48—54, 51 *, 53 *, 221
Форониды 407—408, 407 *
Фунгия 225, 288

Х

Халиклистус 196
Халикриптус 354, 354 *
Хетогастер 271
Хетонотиды 302, 303 *, 304, 305, 306
Хетоптер 352, 368
Хилодропус 144, 164
Хламидомонады 61—62, 61 *
Хоанофлагеллаты 67
Хондрокладия гигантская 152
Хондрофоры 192
Хордодесы 347
Хризаора 156 *
Хромадория 310, 315—316

Ц

Целоплана Мечникова 232
Цепень бычий 293, 293 *
— карликовый 298
— свиной 23, 293 *, 294, 352
Цепни 289, 292—298
Цериантарии 156, 211—212, 212 *
Цериантария 162, 176
Цестиды 233
Цестоцы — см. Черви ленточные
Цефалобиды 319
Циания 154, 163, 166, 195
Цидупповые 231
Циклорагиды 343, 344
Ципрея 222, 226, 240, 288

Ч

Черви 14, 21, 29, 32, 182
— брюхоресничные — см. Гастротрихи
— высшие 15, 25
— дождевые настоящие (люмбрициды) 363, 376, 377*, 387, 389, 391
— кольчатые (аннелиды) 9, 18, 19, 110, 118, 357, 361—406
— круглые — см. Нематоды
— ленточные (цестоды) 19, 22, 23, 119, 235, 238, 285—298
— малощетинковые (олигохеты) 11, 19, 20, 33, 118, 120, 271, 314, 361, 363, 376—391
— многощетинковые (полихеты) 18—20, 22, 33, 79, 141, 221, 288, 352, 362, 363, 365—376, 384
— низшие (сколециды) 9, 18, 19
— первичные кольчецы (архианнелиды) 361, 363—365
— плоские (планарии) 16, 17, 110, 235—239, 349
— ресничные — см. Турбеллярии
Червь австралийский 390
— дождевой обыкновенный 118, 387
— малый красный 387
— навозный 388
— норденшельдов — см. Эйзения
Черная многоглазка 246, 247 *
Чешуйник 384
Чешуйчатая полихета — см. Полиноиды

Ш

Шистосомы 264, 275, 276, 276 *

Щ

Щетинкобрюхи 380
Щитень 11
Щупальцевые 9, 407—416

Э

Эвгленовые 66—67
Эвдорина 15, 62, 63
Эвницицы 374
Эйзениелла четырехгранная 388
Эйзения алтайская гигантская 388
— Норденшельда 388
Эймерия 81, 83
Экворея 179
Элафостронгилы 323
Эноплия 310—315, 311 *
Энтодиний 115
Энтодиниоморфы 121
Энтомонематоды 317
Энторипидиум 120
Энхитреиды 376, 385, 390
Эолосомы 379—380
Эпидиний 115
Этнодиниоморфы 115
Эудендриум 181, 181*
Эудиплодиний 115
Эуметазои 153
Эунице 221
Эуфиллия 225
Эхинококк 23, 294, 294 *
Эхинометра 221
Эхинопоры 256
Эхиностоматиды 272
Эхиуриды 361, 362, 363

Я

Яйцевидная мертензия 232
Янтарка 270, 271, 352
Янтина 176, 193

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

A

Abyssocladia 139
Abyssothyris wivillei 418
Acanthamoeba 47
Acantharia 56, 57, **80**
Acanthaster planci 224, **240**, **288**
Acanthella 144
Acanthobdella livanowi 395, 395 *
— peledina 394, 395, 395 *
Acanthocephala **80**, 300, 348—350
Acanthocephalus licii 350
Acanthocotyle lobiadi 281
Achoerus caspius 244
Acmaea pallida **384**
Acoela 239, 243—244
Acoelomata (Scolecida) 8
Acolpenteron 279 *
Acothylea 245
Acrobeles 319 *
Acropora 155 *, 222, 224, 225, **240**, **256**
Actinia 156 *, **176**, 209
— equina **176**, 210, 211
Actiniaria 156, 207, 208, **240**
Actinophrys sol 59
Actinosphaerium 58, 59
— eichhorni 58, 58 *
Adamsia palliata **176**, 174, 175
Aegina rosea **176**
Aeginura grimalidia **176**
Aelosoma hemprichi 379, 381 *
— maritima 379
Aelosomatidae 379
Aequorea 179
— forskalea **176**
Agamermis decaudata 314 *
Aginella **144**
Aglantha digitale **176**
Aglaophenia 181, 181 *
Aiptasia carnea 210
Alaria 272
Alaurina 245, 245 *
Albertia 342
Alciopa **362** *
Alciopidae **352**, 366, 373
Alcyonacea 156, 197, 198, 198 *
Alcyonidium 414
Alcyonium **176**, 199
Alectona 136
Alveococcus multiocularis 294 *, 296
Amera 18, 19
Ammodiscus 49, 49 *
Amoebia limax 45 *
— polypodia 45 *
— proteus 43, 44 *, 45
Amoebina 15, 43
Amphibdella 283, 284
Amphidiscophora 128, 152
Amphilina foliacea 298, 298 *
Amphilinida 235
Amphilinoidea 298—299
Amyda sinensis 399
Anaitides citrina **384**
Anaperus sulcatus 243
Anchistropus 187
Ancylodiscoides 279
Ancylostoma 322, 322 *
Ancylostomatidae 322
Anguinidae 319
Angusticaecum 324 *
Anemonia 209
— sulcata 176, 211
Anisakidae 325
Anisakoidea 324
Annelida 361
Anoplocephalidae 297
Anoplodiidae 251
Anaplophrya 119, 119 *
Anoxycalyx ijimae 135 *
Anthomastus 200, 200 *
Anthozoa 155, 160, 197—227
Antipatharia 156, 168, 213—214
Antipathes **240**
Aphelenchoides composticola 307 *
Aphrodite aculeata **352**, **366**, **384**
Aphroditidae 374
Aploparaksis 285 *, 298
Arachnactis albida 212
Archeobdella esmonti 405, 405 *
Archiacina 50, 50 *
Archiannelida 363—365
Archigestes 285
Archigregarinida 79
Archihirudinea 394—395
Archoophora 239
Arenicola 368
Arenicolidae 368, 375
Argyrotheca 417
Arhynchobdellea 402—406
Arthropodaria kowalevski 356 *
Articulata 415, 419 *
Asbestopluma 139, 139 *, 152
Ascandra 149
Ascaridida 324—325
Ascarididae 325
Ascaridiidae 325
Ascaris lumbricoides 324, 324 *
Ascarops strongylina 326
Ascomorpha 330, 334
Aspidogaster conchicola 278, 278 *
Aspidogastraea 235
Aspidogastrea 277—278
Asplanchna 333 *, 334, 336, 337, 340, **341** *, **352**
Astomata 118, 119 *, 120
Astrorhiza 48, 49 *
Athecata **144**, 155
Atyidae 252
Aulophorus 381, 382 *
Aurelia 166
— aurita 160 *, **176**, 194
Australella indica 409 *, 414
Autolytus **352**, 373 *, 374, **384**
Axinella 142, 144
Axinellidae 152
Azygia 264, 270

B

Baicalobdella torquata 401, 401 *
Baicaloclepsis 398 *, 399
Baicaloplana valida 248
Baicalospongia 148
Balantidium coli 117, 118 *
Balanus 142
Balatro 342
Bathypathes 213, 214 *
— lyra 214
— patula 168, 213, 214
Batracobdella 397

Bdelloidea 306, 328, 333 *, 337
Benthoplana 232
Beroe 228, 230, **288**
Beroida 231, 233
Bilateria (Triploblastica) 9, 153, 235
Bilnarzia 268 *, 276
Biomphalaria 276
Bipalium 249, 249 *, **288**
Bithynia 274
Bodo 67, 67 *, 70
Bogainvillia 183
Bolinopsis infundibulum 230, 233
Bougainwillia 167
Bowerbankia 413 *, 414
Brachionidae 337
Brachionus 339, 341
— bennini 337
— — calyciflorus 331, 337, 339 *
— diversicornis 329 *, 342
— dolabratus 329 *, 342
— forficula 342
— gessneri 329 *, 342
— havanaensis 342
— rybens 329 *, 342
Brachiopoda **384**, 407, **415—419**
Branchiobdellidae 386
Branchiocerianthus imperator 156
Branchiura sowerbyi 385, 386 *
Brugia malayi 327
Bryozoa 407, 408—415
Bugula sp. 413
Bulinus 276
Bunodactis 210, **240**
Bunodeopsis 176 *
Bunostomum 322
Bursaria 40
Bursovaginoida 254
Bythotiara 156 *, 177 *

C

Caballeraxine chainanica 279
Callapa 225
Calcaronea 128, 134, 149
Calcinea 128, 134, 149
Calliactis parasitica 174, **176**
Callianira antarctica 232
Callyspongia sororia 146
Camallanina 326
Campanella umbellaria 105 *
Campanularia 167, 182 *
Camptonema nutans 59
Capillaria 306
Capitella capitata 366, 368, **384**
Capitellidae 368
Carchesium 105 *, 106
Carcinobdella cyclostoma 401
Caryophyllaeidea 290
Caryophyllaeus laticeps 285 *, 290
Caryophyllidea 285 *
Caspiobdella 400
Cassiopea 177
Catenulida 239, 244
Cateria 343, 345
Caphalobidae 319, 319 *
Cephalodella 337
— forficula 332*
Ceractinomophora 128
Ceratium 64, 65, 65 *, 66 *
Cerebratulus 358 *, 359
Ceriantharia 156, 211
Cestida 231, 233
Cestoda 235, 285
Cestodaria 298
Cestoidea **80**
Cestus veneris 231, 233, **288**
Cetonia aurata 350
Chaetogaster diaphanus 380
— limnaei 271, 380, 382 *
Chaetonotida 302, 303, 305, 306
Chaetonotus 300, 301 *, 305
Chaetopteridae **384**
Chaetopterus **352**, 368
Chalcogorgia 201 *
Cheilostomata 415
Chidaria 153
Chirodropus **144**, 163
Chironex 163
Chiropsalmus 163
Chlamydomonas 61, 61 *
Chlamys 142 *, 226
Chlidonophora chuni 416
Chloromyxum leidigi 90 *
Choanoflagellata 67, 68 *
Chondrilla **144**
Chondrocladia 139, 152
— gigantea 137 *, 152
Chondrophora 155, 192
Chonelasma calyx 143
Chordodasys 305
— antennatus 304
Chordodes 346, 346 *, 347 *
Chromadoria 310, 315—316
Ciliophora 42, 95
Cirratulidae 367
Cirripidia 142
Cladocoryne 156
Cladonenia myersi **176**
Cladorhiza 139, 139 *, 152
Clathrina **80**, 133 *, 149
Clathrulina 59, 59 *
Clava multicornis **144**
Clavularia 168, 199
Cliona 134, 136, 143, **144**, 224
Clionidae 151
Clitellata 376
Clitellio arenarius 385
Cnidaria 153, 154, 155
Cnidopus japonica **240**
Cnidosporidia 42, 90
Coccidia 81—84
Cocconema sulsi 93
Codonobdella truncata 401, 402 *
Coelenterata (Cnidaria) 153, 154, 228
Coelomata 8
Coeloplana 232
— astericola **288**
— metschnikowi 16, 232
Coenopsammia **240**
Collotheca heptobrachiata **352**
Condilactis aurantiaca **176**
Condylostoma 109, 111 *
Conochiloides 336
— coenodasis 329 *, 340
Conochilus 15, 333 *
— unicornis 338, **352**
Contracaecum 324, 324 *, 325, 325 *
Conulata 180
Canvoluta 22
— convoluta 243, 243 *
— roscoffensis 243
Corallidae 202
Corallium 156 *, 201
— inutile 173
— rubrum 176, 201
Cordylophora 190 *
— caspia 26, 189
Corgonocephalus arcticus 24
Cornacuspongida (Ceractinomorpha) 128, 150, 152
Cornuspira 49, 49 *
Coronata 155, 166, 180
Coronhelmis multispinosus 250 *
Coronidium acacia **80**
Coronympha octonaria 74 *
Coruxa 271
Corycella armata 77 *
Corymorpha flammea **176**
Coryne 165 *, 172, 181, 182, 183
— lovenii **144**
— princeps **176**
— sarsii 165
— tubulosa **176**
Coscinasterias calamaria **417**
Cotylapsis 278
Cotylea 245
Cotylorhipis furnarii 285 *
Cotylurus 267 *
Crania 11
Craniidae 416, 418
Cranta mirabilis **80**
Craspedacusta 187, 188 *
Crenatula 226
Criodrilidae 389
Criodrilus lacuum 389
Crisia eburnea 413 *
Cristatella 408, 409 *, 414

Crossota 176, 179
Cryptocerus 75
Cryptomonas 125
Cryptospongia enigmatica 145 *
Cryptostomata 415
Ctenophora 153, 228, 231
Ctenoplana 16, 232, 288
Ctenostomata 415
Cubomedusae 155
Cubozoa 155
Culcita 226, 288
Cunina 177, 177 *
Cunoctantha 177
Cyanea 166, 195
— cappillata 154, 176
Cyathocephalidae 290
Cyclocoela 231
Cyclocoelidae 260
Cyclocoelum 272
Cycloeolida 259
Cyclophyllidea 285 *, 292
Cyclorhagida 343
Cyclostomata 415
Cydippida 232
Cudippidae 231, 231 *
Cyphonautes 413 *
Cypraea 222, 226, 240, 288
Cyprina islandica 359
Cystobranchus 400
Custocaulus 323

D

Dactylogrus solidus 283
Dactyloguridae 280
Dactylogyrus 281
— vastator 282 *, 283
Dactylopodalia baltica 304, 305
Dalyellia viridis 250 *, 251
Dalyellioda 250, 250 *
Dardanus arrosor 174, 176
Dasyditidae 306
Davainea proglottina 286
Degononta 328
Delofondia vulgaris 322, 322 *
Demospongiae 128, 150
Dendrobaena 388
Dendrobrachia 213
Dendrodasys gracilis 301 *, 304
Dendronephthya sp. 240
Dendrophillia micrantus 288
Dendrophillida 288
Dendrophillidae 288
Dendrosoma radias 107 *
Dero 381
Desmote 252 *, 258
Deuterostomia 9
Diadema setosum 226, 240
Dicranophoridae 331
Dicrocoelium 273, 273 *
Dicyenia 234, 234 *
Dicyemida 234, 234 *
Didinium nasutum 103 *, 104
Didymorchis 251
Didymozoidae 259
Difflugia 47, 47 *
Digenea — см. Trematoda
Digonopyla narmeri 249
Digramma interrupta 291 *
Dinoflagellata (Peridinea) 54, 64—66
Dinophilidae 363
Dinophilus maris albi 364
Dioctophyme renale 307, 314
Diorchis 298
Diphyllobothriidae 286, 291
Diphyllobothrium latum 291, 292 *
Diplectonaterma 283
Diploblastica — см. Radiata
Diplocercus 56, 80
Diploria 215, 222
Diplostomatidae 266, 272, 276
Diplostomum 271
Diplozoon paradoxum 280 *, 282
Dirophilidae 368
Discinidae 415, 418
Discinisca 416
Discopora 410
Disyringa dissimilis 80, 138
Ditylenchus 308 *, 319, 320
Dorcadospyris dinocecas 80
Dorilaimida 311—312
Dorvilleidae 371
Dorylaimus striatus 309 *
Dracunculus medinensis 326
Drawida ghilaria 390
Drepanidotaenia lanceolata 298
Drilophoga 329 *, 342
Dromia 142
Dugesia benazii 248
— polychroa 248 *, 249
— tigrina 247 *, 248, 249
Dynamena pumila 144
Dysidea 136, 142 *, 152 *

E

Echinobothrium sp. 285 *
Echinochasmus 270
Echinococcus granulosus 286, 294, 294 *
Echinoderes 343, 343 *, 344, 345
Echinometra matthaei 221, 288
Echinopora 256
Echinorhynchus 350
Echinostomatidae 263, 270, 272
Edwardsia 207, 210
Eimeria 81, 84
— cyprini 84
— manga 81, 81 *, 83, 83 *, 84 *
— praecox 83
— tenella 83
— smithi 84
— zurni 84
Eisenia foetida 388
— magnifica 388
— nordenskioldi 377 *, 378 *, 388
— submontana 390
Eiseniella tetraedra 388
Elaphostrongylus cervi 323
Elphidium 50 *, 51, 52 *
Elysia 288
Emys orbicularis 397
Encentrum 333 *
Enchytraidae 385
Enchytraeus 385
Endoprocta 355
Enoplia 310
Enoplida 311
Entamoeba histolytica 45, 46 *, 47 *
Enterobius vermicularis 323, 323 *
Enterogyrus 283
Entobdella 280
Entodiniomorpha 120
Entodinium 114 *, 115, 117 *
Entodiscus indomitus 121 *
Entorhipidium 120, 121 *
Entorphipidium triangularis 121 *
Ephelota gemmipara 108 *
Ephydatia 135 *, 146, 147
Epiactis 209
Epidinium ecaudatum 44 *
Epiphanes 333 *, 336
— senta 336
Epistylis 106
Epizoanthus 213
— macintoschi 212
Errina 176
Errinopora 144, 176
Eubothrium rugosum 287 *
Euchitonia virchovi 80
Euchlanis 333 *, 337
Eucrata loricata 409 *
Eudactylota 337
Eudendrium 155 *, 181, 181 *
Eudiplodinium neglectum 114 *
Eudorina elegans 62, 62 *
Eudrilidae 378
Euglena viridis 60 *
Euglenoidea 66
Euglypha 47 *, 48 *
Eugregarinida 79
Euhirudinea 392 *, 395
Eumetazoa 8, 153, 234
Eunice aphroditoides 221
Eunicella 173, 202, 203
Eunicidae 369, 374
Eunoe nodosa 352, 384

Eupagurus excavatus 174
— prideauxi 174, 175, **176**
Euphyllia 225
Euplectella oweni 142, 142 *
Euplectellidae 150
Euplexaura antipathes 203
Euretidae 150

F

Fadeyenobdella quinqueannulata 406
Farrea haeckeli 80
Fasciola 258, 258 *, 262 *, 263, 273 *
Fasciolidae 263
Favia 215, **256**
Faviidae 256
Favites 221, **256**
Fecamriidae 251
Fergusobia curriei 321
Filariina 327
Filellum serpens 173
Filinia 337, 339
— longiseta 329 *, 341 *
— passa 341 *
— terminalis 341 *
Filospermoida 254
Fimbriaria 298
Flustra foliacea 409 *, 411, 413
Flustrella hispida 410, 413, 413 *
Foraminifera 48—54
Fredericella sultana 409 *
Fungia 215, 225, 255, 256, 288

G

Galatheanthemidae 207, 210
Galatheanthenum 210
Galaxea 222
Gambusia affinis 88
Gammarus locusta 269
Gastrochaena 221
Gastropus stylifer 330
Gastrotricha 300
Geodia **144**
— barretti 151 *
macandrewii 80
— phlegraei 137 *
Geobia subterranea 249
Geodiidae 151
Geonemertes agricola 360
Gersemia 168, 168 *, 199
— fruticosa 199, 240
Gigantoproductus 415
Glaucus **176**, 193
Glepsine 398
Globigerina 49 *, 53, 53 *
Glossiphonia **384**, 396, 398, 399
Glossiphoniidae 392 *, 396
Glottidia 416, 417
Glugea 93, 93 *
Glyceridae 368, 372
Gnathobdellidae 402
Gnathostomula paradoxa 254 *
Gnathostomulida 235, 254
Gonastinia 207, 208, 209, 210
Goniastrea 256
Gonionemus **144**, 166, **176**
Gonium pectorale 62, **62** *
Gordioidea 346
Gordionus 347 *
Gordius 347
Gorgodera 268 *
Gorgoderidae 268 *
Gorgonacea 156, 200
Gorgonaria 200, **240**
Gorgonia 202
Gorgonocephalus arcticus **24**
Graffillidae **251**
Grantia compressa 138
Gregarinida 77—81, **80**
Cymnophallidae 272
Gymnophallus 258 *
Gumnothorax mordax **240**
Gyratrix hermaphroditus 242 *, 250
Gyrinus natator 77
Gyrocotyle fimbriata 284 *
Gyrocotylida 284
Gyrocotylidea 235
Gyrocotyloidea 298
Gyrodactylidae 280
Gyrodactylus 279, 279 *, 282, **283**

H

Habrotrocha 332 *
Haemadipsa 404, 404 *
Haematoloechus 267 *
Haementeria costata 397, 397 *
Haemopis medicinalis 403
— sanguisuga **384**, 403—404
Haemosporidia 84—89
Halichondriidae 152
Haliclona 136, **144**, 152 *
Haliclonidae 152
Haliclystus 196
Halicryptus spinulosus 351 *, 354
Halisarca 134, 150
Haloclava 178, 210
Hapalomus minutus 306
Haplodiscus 243, 243 *, 245
Haplotaxidae 385
Haplotaxis 386
Haptophrya 119
Harmothoe imbricata 367, 370, 384
Helicella 273
Heliopora 223
Helioporacea 156
Heliozoa 58—59
Helobdella stagnalis **384**, 398, 399
Hemiclepsis marginata 396, 396 *
Hemipodus 368, 368 *
Hemiurida 268
Henneguya 91, 91 *
Herpobdella 405, 406
— octoculata 269, 405
Herpobdellidae 404—406
Hesionidae 372
Heteractinellidae 148
Heterocentrotus mammillatus 225, **240**, **288**
Heterocoela 149
Heterodera 307
Heterorhabditidae 318
Heterotricha 102
Heterotylenchus simplex 320
Hexacorallia 156, 160, 207
Hexasterophora 128, 150
Hippospongia communis 138, 146
Hirudinea **384**, 391—394
Hirudo medicinalis 384, 402—403
Hislopia 414, 414 *
Histriobdellidae 369
Hoferllus cyprini 92
Holaxonia 200
Homalorhagida 343
Homocoela 148
Hyalonema 139, 139 *, 142, 142 *
Hyalonematidae 150
Hyalospongiae 128, 149
Hyalostylus dives 139 *
Hydra 185
Hydractinia 156 *, 168, 174
Hydramoeba hydroxena 187
Hydrida 155, 184
Hydrobia ulvae 269
Hydrocorallia 155
Hydroidea 155, 159, 184
Hydrozoa 154, 156, 159, 181
Hymedesmia **144**
Hymedesmiidae 152
Hymenolepididae 297
Hymenoptera 6
Hymonolepis nana 298
Hyperammina 48, 49 *
Hypotricha 102, 302

I

Ichtydium 300, 301 *
Ichtyobdellidae 399—400
Ichtyotomidae 369
Ichtyotomus sanguinarius 365
Inarticulata 415, 419 *
Infusoria (Ciliophora) 95—122
Iospilidae 373
Isididae 203
Isospora aksaica 84
Isozoanthus 213

K

Kalyptorhynchia 250, 250 *
Kamptozoa 300, 355—356, 356 *
Kellicottia longispina 352
Keratella 336, 337, 339, 342
— quadrata 331, 335 *, 336 *, 352
— testudo 341 *
Kerona polyporum 187
Kinetoplastidea 67, 70
Kinorhyncha 300, 343—346
Kinorhynchus 343, 344
Kophobelemnon 170, 174, 204 *, 205
Kophobelemnonidae 205
Kudoa 92

L

Lacarella 418
Lacinularia flosculosa 338
— ismailoviensis 338, 341 *
Lagena 49, 49 *
Lagisca rarispina 384
Labis 222
Lamblia intestinalis 69, 69 *
Laminaria 366
Lampetia pancerini 231 *, 232
Laquens californicus 418
Laura 224
Leda 11
Leishmania 40, 71, 72, 72 *
Lepadella 337
Lepas 142, 176, 193
Leptolida 155
Leptomonas 72, 76, 76 *
Leptoria 215, 222
Leucandra 146, 149
Leucetta 149
Leucochloridium 270 271, 352
Leucosolenia 149
Leucothea multicornis 232 *, 233
Levinsenia rectangulata 401, 403 *
Ligula interstinalis 290, 291 *
Ligulidae 290
Liliomorpha viridis 109 *
Lima 11, 226
Limnatis nilotica 384, 403
Limnias melicerta 392 *
Limnodrilus 383
Limnotrachelopdella 400, 400 *, 401
Limulus 11, 12
Lindia 337, 342
— brotzkayae 329 *
Lindiidae 331
Lineidae 359
Lineus geniculatus 352
— longissimus 352, 357, 359
Lingula 11, 416, 417, 417 *
Lingulidae 415, 416, 418
Liothyrella antarctica 417
Lithophaga 221, 224
Lithoptera 56, 80
Litophyton sp. 240
Littorina 277
Lobiferida 231, 233
Lobophyllia 215, 222, 240
Lobophyton sp. 240
Longidoridae 311
Lopadorhynchidae 366, 373
Lopadorhynchus 352
Lophelia 216 *
— prolifera Pall 216
Lophopodella 408, 412, 413 *, 414
Lophopus 408
Lophopussella 414
Loricifera 354
Loxodes 109
Lubomirskia 148
— baikalensis 80
Lubomirskiidae 152
Lucernaria 176, 196
Lucernariida 16
Lumbricidae 378 *, 387, 390
Lumbricillus lineatus 385
Lumbriculidae 386
Lumbriculus variegatus 314, 386
Lumbricus 379*, 387, 388
Lumbrinereidae 371
Lycastopsis catarractarum 365
Lymnaea truncatula 273
Lyrocteis 232, 232 *

M

Macandrevia cranium 415
Maccabeus 350, 353, 353 *, 354
Macrocanthorhynchus hirudinaceu 350
Macrochaetus collinsi 329 *
Macrodasyida 301*, 302, 303, 304, 306
Macrodasys 305
Macrophiotrix 221
Macrorhynchus crocea 250
Macrostomida 239, 244
Macrostomum 244, 245 *
Madreporaria (Scleractinia) 156, 214
Magascolecidae 389
Magascolides australis 390
Magellania venosa 415
Magelona papillicornis 362, 384
Magelonidae 371 *
Malakia 5
Malacobdella 352, 358 *, 359
Maldane sarsi 365
Malleus 226
Manayunkia 365
Marimermithida 313—315
Mariternia 269, 270 *
Marituja pelagica 109 *
Mastigamoeba aspersa 68, 68 *
Mastigophora 43, 60—76
Mathevolepis petroschenkoi 286
Mazocraes alosae 280, 281
Meator 176, 179
Meiopriapulus 353, 354
— fijiensis 350
Melithaea 240
Meloidogyne 307, 307 *
Membranipora 409 *, 413, 414
Menipea zelandica 409 *
Merifugia 365
Mermis 307, 313
Mermithida 313—315
Mertensia ovum 228, 231 *, 232, 288
Mesenchytraeus 385
Mesnilella 119, 119 *
Mesocestoidata 292
Mesostoma 250, 251 *
Mesozoa 8, 80, 234, 234 *
Metallogorgia 202
Metastrongylidae 322
Metastrongylus 322
Metazoa 8, 123, 125, 126, 126 *, 127, 302
Metridium senile 176, 209, 211, 240
Microcodon clavus 352
Microcotyle gotoi 280 *
Microhydra 156, 188
Microphallidae 272
Microphallus pygmaceus 277
Microplana terrestris 249, 249 *
Microporella ciliata 413 *
Microscolex phosphoreus 390
Microsomacanthus 285 *, 298
Microspora 42
Microsporidia 80, 93
Microstomum 244, 245 *
Miiellerius 323
Miliolidae 50
Millepora 144, 223, 226
Miloidogynidae 320
Modiolus 11
Moerisia 190, 191 *
Moniezia expansa 297, 297 *
Moniligastridae 390
Monobrachium 16, 156
Monogenea 235
Monogenoidae 80, 278
Monogononta 328, 330, 334 *, 335, 338, 340, 342
Monommata 329 *, 337
Mononchida 312
Mononchus 312, 313 *
Monoplacophora 6, 12
Monorhaphis chuni 80, 150
Montipora 223, 240
Mooreotorix cotylifer 399
Mucophria pelagica 109 *

Multicaecum 324 *
Multiceps multiceps 296
Multicotyle 278
Multivalvolea 92
Muricides sp. 240
Mycale ochotensis 137 *
Myniadidae 207, 210, 211
Mytilaster lineatus 27
Myxillidae 152
Myxilla parasitica 142 *
Myxobulus 91, 91 *
Myxosoma cerebralis 91, 92 *
Myxospora 42
Muxosporidia **80**, 90
Myzophyllobothrium rubrum 285 *
Myzostomida **80**, 376

N

Naegleria 47
Naididae 380, 381 *, 382 *
Nais 380, 381, 382 *
Nanaloricus mysticus 354, 354 *
Nassa 175
Nasselaria 55, 56, 57
Nassula 103 *, 104
Natica 175
Nautiloidea 12
Nautilus 12
Nectochaeta **352**
Nectonema 346
Nectonematoidea 346
Nectonermertes **352**, 358 *
Nemathelminthes 300—356
Nematomorpha 300, 346—348
Nematoda 300, 306—328
Nemertes 357
Nemertini 357—360
Neofibularia 146
Neogregarinida 79
Neogosseidae 306
Neoophora 239, 242, 253
Neopilina **11**, **12**
Neorhabdocoela 239, 250
Nephthyidae 197, 199
Nephthys ciliata **384**
Nephrydae 368
Nereidae 365, 368, 369, 371, 372, 373, 374
Nereimyra punctata 370, 370 *
Nereis 362 *, 363
— diversicolor 27
— pelagica **352**, 366, **384**
— virens **352**, 370, 370 *, 384
Nerillidae 363, 368
Nicodrilus caliginosus 387, 388
Nitzschia sturionis 279
Noctiluca miliaris 66 *
Nodosaria 49, 49 *
Nonion umbilicatulus 49 *
Nosema 93, 93 *, 94
Notholca baicalensis 342
— olchonensis 329 *, 342
Notommatidae 331, 337

O

Obelia 181, 181 *, 184
— geniculata **144**, 166
Ocnerodrilidae 390
Ocnerodrilus occidentalis 390
Octactinellida 148
Octocorallia 155, 160, 200, **240**
Octomanus 196
Oculotrema hippopotami 278
Ocypoda 221
Ocyropsis crystallina 232 *, 233
Oligobdella orientalis 399
Oligochaeta 118, 376—391
Oligonchoinea 280
Onchocera volvulus 327
Oncomelania 276
Opalina 72, 73 *
Opalinidae 72
Opercularia 106
Ophiopleura borealis 24
Ophryoscolecidae 114 *, 115, 117 *
Ophryoscolex 114 *, 115
Ophytrocha 373
Opisthorchis felineus 273 *, 274, 275
Orbicella 221, 222
Orbiniidae 368
Orbitolites 50, 51
Orchonectidae 234
Oreaster 226
Orobdella 406
Orthida 418, 419 *
Oscarella 150
Oxyposthia praedator 243
Oxyurida 323—324
Oxyuridae 323
Oxyuris equi 324

P

Palythoa 142, 164, **173**
Pantachogon **176**, 179
Pantopoda 182
Parachordodes 346 *, 347
Paragorgia 175, 201
Paragorgiidae 202
Paralithodes camtschatica 401
Paramecium caudatum 95
Paramphistomatidae 263
Paramphistomum 258, 272
Paramuricea 173, 201 *
Parantipathes 213
Parapagurus doffleini 175
Parascaris equorum 325
Parasitorhabditis 317
Parasitylenchus diplogenus 321
Parastacidae 251
Paratorix baicalensis 399
Paraturbanella dohrni 304
— microptera 301 *
Parazoa 8, 128, 153
Parazoanthus 213
— anquicomus 212
— axinellae 142, **144**
Parella sp. 409 *
Parerythropodium coralloides 173
Passalurus ambiguus 324
Pavona 224, 225, 226, 256
Peachia 178, 210
Pectinaria koreni **384**
Pectinatella 408, 409 *
Pedicilina 356 *
Pedinosoma 373
Pelagia 167, 179
Pelagodiscus atlanticus **418**
Pelagonemertes moselvi 359
Pelagonemertidae 359
Pelodrilus ignatovi 386
Pelomyxa binucleata 45 *
Pennatula 155 *, 203
— prosphorea **176**, 206, 206 *
— prolifera 204
Pennatulacea 156, 203
Peranema 67
Perigominus 183
Peredinea 64—66, 217
Peridinium tabulatum 64, 65 *
Perigominus 168, 183
Perionyx arboricola 389
Periphylla hyacinthina **176**
Peritricha 104, 109
Perypanicium amphocorona **80**
Petasiger 272
Phagocata gracilis 248 *
— woodworthi 249
Phagocytellozoa 124, 127, 153
Phakellia cribrosa **80**, 137 *, **144**
Phallodrilus 381, 383
Phallodrilinae 381
Pheodaria 56, 57, **80**
Pheretima 377, 389, 389 *
Philodina 329 *, 341
Pholas 224
Phoronoidea 407—408
Phyllodoce laminosa 373
Phyllodocidae 370, 373
Phyllodociformia 366
Physalia 32, **144**, 191
Phytomastigina 61—67
Pinctada 226
Pinna 226
Piscicola 400

Piscicola fasciata 400—402
— geometra 384, 392 *, 394, 400
Placentonema gigantissima 307
Placozoa 124, 126, 302
Plagiorchiida 259, 262, 264, 265, 269
Planoctena 232, 288
Planorbis 277
Plasmodium 23, 84, 85, 87
— falciparum 80, 84
— gallinaceum 88
— malariae 80, 84
— ovale 84
— vivax 80, 84, 87 *, 87
Plathelminthes 235
Platyctenida 231, 232, 232 *, 288
Platygura 215, 222
Plectida 316
Pleurobrachia pileus 232, 288
Plumarella 201 *, 202
Plumatella 412, 413, 414
Pocillopora 223, 224, 240, 256
— damicornis 225
Podabacia 222
Poeobiidae 373
Polyarthra 339, 340, 341 *, 352
Polycelis nigra 246, 247 *
Polychaeta 365—376, 384
Polycladida 239, 245
Polygonoprus giganticus 290
Polygordiidae 363, 368
Polymastia 134, 136
Polymastiidae 151
Polynoidae 369, 370, 373, 374
Polyonchoinea 279 *, 280
Polypodium hydriforme 178
Polystoma 279, 281, 281*
Pompholyx 337
Pontobdella muricata 401
Pontodoridae 373
Porifera (Spongia) 128, 129, 153
Porites 222, 227, 256
Porpita 192
Porrocaecum 324, 324 *
Posthodiplostomum cuticola 277
Poterion neptuni 80, 151 *
Priapulida 300, 350
Priapuloidea 12
Priapulus 12, 351*, 354
Primnoa resedaeformis 173, 201
Pristina 381, 382 *
Proales 329 *, 342
Procerodes littoralis 246
Prognichthys agae 193
Proseriata 239, 245
Prosobranchia 274
Prosorhochmidae 359
Prostomatidae 360
Protista 42
Protoclepsis 396, 397
Protodrilidae 363
Protodrilus 364
Protoreaster 226, 240
Protostrongylidae 323
Protostrongylus 323
Protozoa 8, 39—122
Pseudograffilla arenicola 251
Pseudophyllidea 285 *, 290
Pseudostichopus villosus 174
Ptilocedium repens 173
Ptychodactis patula 173

R

Radiata 7, 8, 153, 234, 328
Radiolaria 54—58
Radiophrya 119, 119 *
Rana semiplicata 399
Rapana besoar 26
Raspailia 144
Rathkea 176, 179
Remanella caudata 111 *
Renilla patula 205
Retepora cellulosa 409 *
Retronectidae 244
Rhabdammina linearis 49 *
Rhabditia 310, 316—328
Rhabditida 316, 317—319
Rhaptothyreus 313
Rheopax nodulosus 49 *
Rhizomastigina 68
Rhizopoda 43—54
Rhizopsamnia minuta 288
Rhizostoma 144, 176, 195
Rhizostomea 155
Rhopalura ophiocoma 234
Rhopilema esculenta 195, 195 *
Rhynchalmis limosella 386
Rhynchobdellea 396—402
Rhynchodemidae 249
Rhynchodemus rubrocinctus 288
— sylvaticus 248, 249 *
Rhynchonellida 418, 419 *
Rhynchonympha tarda 74 *
Ribeiroia 264
Ripistes parasita 381, 382 *
Rossellidae 139, 150
Rotaria neptunia 329 *, 337
Rotatoria 300, 328—343

S

Sabellaria alveolata 368
Sabellariidae 371, 371 *, 375
Sabellidae 371, 375
Saccamina sphaerica 49 *
Saccocirridae 363, 368
Sagittella 352
Sarcodina 43—59
Sarcomastigophora 42, 43—76
Sarcophyllum 173
Sarcophyton 198, 223, 226
Scaridium 337
Scheroteca 388
Schistosoma 270 *, 275
Schistosomatida 264, 269
Schistosomatidae 259, 268
Scitaliopsis djiboutiensis 206
Scleractinia 156
Scleraxonia 200
Scoloplos armiger 368
Scutariellidae 252
Scyphozoa 155, 159, 176, 194
Seisonidae 328, 337
Seisonidea 342
Semeostomea 155
Semnoderes armiger 343 *
Seriatopora 224
Serpulidae 365, 376
Sicyopus 174
Silicoflagellidae 61
Sinantherina socialis 340
Siphonophora 155, 159
Skrjabillanidae 327
Sobolevicantus 298
Solenofilomorphidae 244
Sphaerularia bombi 321, 321 *
Sphaerulariidae 320
Spionidae 367, 373, 375
Spirorbidae 370, 376
Spirorbis spirorbis 370 *, 384
Spirostomum 40
Spirurida 326—328
Spongia — см. Porifera
Spongia officinalis 146, 152 *
— zimocca 147 *
Spongicola venusta 142, 142 *
Spongiidae 152
Spongilla 136 *, 146, 147
Spongillidae 33, 152
Sporozoa 42, 77—89
Spumellaria 55, 56, 57, 80
Stauromedusae 155
Steinernematidae 318
Stellettidae 151
Stentor 101, 102 *
Stephanella hina 414
Stichocotyle 278
Stichostema 360
Stoichactis 177, 209, 210, 240
Stolonifera 198, 198 *
Strigeidae 264, 268
Strigeidida 264, 269
Strongylida 321—323
Strongyloides 318, 318 *
Strongyloididae 318, 319
Strongylus aquinus 322
Stylaria lacustris 381, 382 *

Stylobates aeneus 175
Stylocordyla 151
Stylonichia mytilus 102, 102 *
Stylophora 225
Suberites 136, 141, **144**
Suberitidae 151
Subuluridae 324
Subulura brumpti 324
Suctoria 108, 109, 109 *
Sycon 149
— ciliatum 137 *, 138
— raphanus 133
Syllidae 369, 372, 374
Syllis ramosa 374, 375 *
Symbiodinium 177, 217
Symphyllia 222
Synchaeta 336, 342
— pachipoda 329 *, 342
— pectinata **352**
Syngamidae 322
Syngamus tranchea 322

T

Taenia solium 293, **294**, **352**
Taeniaecotyle 278
Taeniarhynchus saginatus 293, 293 *
Taeniidae 291
Tealia 209, 210
«Tealia» asiatica **240**
Tectus nioticus **240**, 288
Telestacea 198, 198 *
Temnocephala 252, 252 *
Temnocephalida 239, 251
Tentaculata 407—419
Tentorium semisuberites 137 *, 151
Teratonympha mirabilis 74*
Terebellidae 371, 375
Terebratella incospicua 417
Terabratulida 418, 419 *
Terabratulina 416
Testacea 47
Testudinella 377, **352**
Tethya 134, 135
— aurantium 135 *, **144**, 151
Tetilla **80**, 134, 135
Tetillidae 151
Tetractinomorpha — см. Tetraxonida
Tetrameres 307
Tetraonchus 279, 279 *
Tetraphillidea 285 *
Tetraxonida 128, 150
Textularia 49, 49 *
Thalassicola micleata 55 *
Thalassocalycida 231
Thelazia 326
Theba **273**
Thecaphora **144**, 155
Thecideidae 416
Thoosa 136
Thuiaria 155 *
Tiaropsis 183 *, 184
Tinerfa cyanea 231, 231 *
Tintinnidae 109
Tipostomata 415
Tjalfiella 232, 232 *
Tomopteridae 366, 373
Tomopteris **352**, 372 *
Toxocara 324 *, 325
Toxoplasma 84, 85 *
Toxopneustes 226
Trachelius 109
Trachelonema grassei **111** *
Trachylida 155
Trematoda **80**, 235, 255, **352**
Treptoplax reptans 127
Triaenophoridae 290
Trichinella spiralis **315**
Trichocephalida 314
Tripchocephalidae 314
Trichocephalus 314
— trichiuris 314, 314 *
Trichocerca 342
— cylindrica 329 *, 341 *
— rattus **352**
Trichodina 112, 113 *, **187**
Trichodoridae 311
Trichomonas 68, 69 *
Trichonympha 74, 75 *
Trichoplax 8, 125, 126
— adhaerens **124**, 127
Tricladida 239, 246
Tridacna 22, 217, 224, **288**
— crocea 224, **240**
— gigas 224
Triploblastica **153**
Tripneustes 226
Tripyloidina 311
Trochaeta 406
Trochelminthes 300
Trochus maculatus 225
Trypanosoma 23, 70, 70*, **71**
Trypanosyllis 374
Tubastrea 218, 223, 288
Tubifex 380 *, 383, 383 *
Tubificidae 381
Tubiluchus 350, 353, 353 *, **354**
Tubipora 169, 176, 198, **240**
Tubulanidae 359
Tubulanus **352**, 359
Tubularia indivisa 172
— simplex 172
Turbanella 300, 301 *, 302 *, 303—306
Turbanellidae 304
Turbellaria 235, 239
Turbinaria 222, 222 *, 256
Turbo marmoratus 225, 288
Tylenchida 316, 319
Typhloplanoida 250, 250 *
Typhloscolecidae 366, 373

U

Udonellida 239, **251**
Umbellula 204 *, 205
Uncinaria 322
Urcelariidae 112
Urceolus 67
Urnatella gracilis 356, 356 *
Urodasys 301 *, 306
Uschakovia gorbunovi 410, 412 *

V

Vallicula 232
Vanadis 360, 367 *
Velella 32, 176, 192
Velellina — см. Chodraphora
Veretillum 204 *, 205, 205 *
Vermetus 224
Vexillum parallelum 233
Victorella 414
Victoria regia 385
Virgylaria 204, 204 *
Vitrella polymorpha **288**
Vorticella 104, 104 *, 105 *

W

Walteria 143
Whitmania laevis 404
Wuchereria 307
— bancrofti 327

X

Xenia 199, **240**
Xenotrichulidae 302, 303 *
Xenoturbella 253, 253 *
Xenoturbellida 235, 253—254
Xerobdella 404
Xiphinema americanum 311

Z

Zebrina 273
Zoantaria 156, **212**
Zoanthus 213
Zoomastigina 67—76
Zoophyta 5, 8

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Аристотель 5, 7, 228

Б

Беклемешев В. Н. 180
Берг Л. С. 35
Блэнвиль 8
Богословский А. С. 340, 341
Быховский Б. Е. 238, 283, 284
Бэр К. 277
Бюргер О. 357, 358, 360
Бючли О. 126, 127

В

Вендерот Г. 127
Вернадский В. И. 27
Вернер Б. 180
Вестблад 253
Виноградов А. П. 13
Высоцкий Г. Н. 388

Г

Гален 326
Гатчек 228
Геккель Э. 41, 125, 126, 146, 197
Гертвиг Р. 228
Гиляров М. С. 393
Гмелин И. 7
Годовский А. М. 25
Грелль К. 124, 125, 127
Грубев А. 394

Д

Давыдов К. Н. 228
Дарвин Ч. 6, 219, 220, 221, 390
Девис 220
Делис 220
Догель В. А. 22, 122, 172
Дубинин М. Н. 298
Дюжарден 345

З

Захваткин А. А. 180
Зелинка 300
Зенкевич Л. А. 392
Зюсс Э. 27

И

Иванов А. В. 180
Интош М. 357

Й

Йонг Ч. 217

К

Карус 271
Кливленд 75
Клюге Г. А. 410
Ковалевский А. О. 16, 228, 232, 417
Комаи Т. 228
Коротнев А. 16, 228
Кралл 274
Кристенсен Р. М. 354
Крумбах 228
Кутикова Л. А. 328
Кювье Ж. 7, 8, 9, 11, 42, 328, 357

Л

Ламарк Ж. 7, 8
Ланкестер Э. Р. 187
Лаутерборн 340
Левенгук А. 7, 184
Лейкарт 228
Линней К. 5, 6, 7, 228, 408
Лозин-Лозинский Л. К. 24
Лоос А. 257

М

Мальпиги М. 7
Меррей Дж. 220
Мертенс 228
Мечников И. И. 8, 125, 126, 127, 128, 180, 228, 300, 408
Миддендорф А. Ф. 394
Морган Т. 321
Мортенсен Т. 228
Мур 385
Мюллер О. Ф. 245, 300, 357

Н

Насонов А. В. 356
Нейгауз 273, 274
Норденшельд 388

О

Овсянников Ф. В. 178
Олмен 187
Осборн 414

П

Павловский Е. Н. 350
Паллас П. С. 7, 189
Плиний Старший 5
Поггенполль М. Ю. 338
Полканов А. А. 13

Р

Рей Дж. 7
Ремане А. 302
Ригер Г. Е. 302
Ригер Р. М. 302
Рупперт Е. 302

С

Сарс М. 166
Сваммердам Я. 7
Северцов А. Н. 122
Симпсон Дж. 11
Скрябин К. И. 316
Стеллер Г. В. 35
Стенструп 166
Судариков В. Е. 271
Сукачев В. Н. 27

Т

Талызин Ф. Ф. 293
Тойхерт Г. 302
Трамбле 184, 185

У

Уоллес А. 25

Ф

Фойгт 328

Х

Хейердал Т. 367
Хейсин Е. М. 83
Хун К. 228

Ш

Шамиссо А. 165, 166
Шевяков В. Т. 56, 57
Шигин А. А. 271
Шмидт О. Ю. 13, 128
Штром Ж. К. 293
Шульце Ф. 124, 128, 300

Щ

Щеголев Г. Г. 402

Э

Элтон 27
Энштейн В. М. 401
Эренберг Х. Г. 300, 357
Эрлангер 340
Эшшольц 228

СОДЕРЖАНИЕ

Введение. *Л. А. Зенкевич, Ю. И. Полянский* 5
Система животного мира 6
Филогения и геологическое прошлое животного мира 9
Некоторые этапы эволюции животных 13
Некоторые биологические особенности животных 20
Биосфера и биоценоз 27
Фаунистические области океана и суши. *В. Е. Соколов* 33
Охрана и воспроизведение животного мира 35

ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTOZOA).
Ю. И. Полянский

Общая характеристика простейших 40
Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora) 43
Подтип Саркодовые (Sarcodina) . . . . —
Класс Корненожки (Rhizopoda) . . . . —
Отряд Фораминиферы (Foraminifera) 48
Класс Лучевики, или Радиолярии (Radiolaria) 54
Класс Солнечники (Heliozoa) 58
Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora, или Flagellata) 60
Класс Растительные жгутиконосцы, или Фитомастигины (Phytomastigina) 61
Отряд Панцирные жгутиконосцы, или Перединеи (Dinoflagellata, или Peridinea) 64
Отряд Эвгленовые (Euglenoidea) 66
Класс Животные жгутиконосцы, или Зоомастигины (Zoomastigina) 67
Тип Споровики (Sporozoa) 77
Отряд Грегарины (Gregarinida) . . . . —
Отряд Кокцидии (Coccidia) 81
Отряд Кровяные споровики (Haemosporidia) 84
Тип Книдоспоридии (Cnidosporidia) 90
Класс Миксоспоридии (Myxosporidia) . . . . . . —
Тип Микроспоридии (Microsporidia) 93
Тип Инфузории (Infusoria, или Ciliophora) 95

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (METAZOA)

НАДРАЗДЕЛ ФАГОЦИТЕЛЛОЗОИ (PHAGOCYTELLOZOA) 124
Тип Пластинчатые (Placozoa). *А. В. Иванов* . . . . —
НАДРАЗДЕЛ ПАРАЗОИ (PARAZOA) 128
Тип Губки (Porifera, или Spongia). *В. М. Колтун* —
Класс Известковые губки (Calcispongiae, или Calcarea) 148
Подкласс Calcinea 149
Подкласс Calcaronea . . . . —
Класс Стеклянные, или Шестилучевые, губки (Hyalospongiae) . . . . —
Подкласс Hexasterophora 150
Подкласс Amphidiscophora . . . . —
Класс Обыкновенные губки (Demospongiae) . . . —
Отряд Четырехлучевые губки (Tetraxonida) —
Отряд Кремнероговые губки (Cornacuspongida) 152
НАДРАЗДЕЛ ЭУМЕТАЗОИ (EUMETOZOA) . . . 153
Раздел Лучистые (Radiata) . . . . —
Тип Кишечнополостные (Coelenterata), или Стрекающие (Cnidaria). *Д. В. Наумов, Ф. А. Пастернак, Т. А. Гинецинская* 154
Класс Гидроидные (Hydrozoa) 181
Класс Сцифоидные (Scyphozoa) 194
Класс Коралловые полипы (Anthozoa) 197
Подкласс Восьмилучевые кораллы (Octocorallia) —
Отряд Альционарии, или Мягкие кораллы (Alcyonacea) . . . . —
Отряд Горгонарии, или Роговые кораллы (Gorgonacea) 200
Отряд Морские перья (Pennatulacea) 203
Подкласс Шестилучевые кораллы (Hexacorallia) 207
Отряд Актинии, или Морские анемоны (Actiniaria) . . . . —
Отряд Церпантарии (Ceriantharia) 211

Отряд Зоантарии (Zoantharia) 212
Отряд Антипатарии, или Шипастые кораллы (Antipatharia) 213
Отряд Мадрепоровые кораллы, или Склерактинии (Madreporaria, или Scleractinia) . . . 214

Тип Гребневики (Ctenophora). *М. Ф. Осповат* . . . 228

Тип Мезозои (Mesozoa). *Л. А. Зенкевич* 234

Раздел Двусторонне-симметричные (Bilateria) 235

Тип Плоские черви (Plathelminthes). *Б. И. Иоффе* —
Класс Турбеллярии, или Ресничные черви (Turbellaria). *Б. И. Иоффе* 239
Отряд Бескишечные турбеллярии (Acoela) . 243
Отряд Катенулиды (Catenulida) 244
Отряд Макростомиды (Macrostomida) . . . . —
Отряд Поликладиды (Polycladida) 245
Отряд Просериаты (Proseriata) . . . . —
Отряд Трикладиды, или Планарии (Tricladida) 246
Отряд Прямокишечные турбеллярии (Neorhabdocoela) 250
Класс Ксенотурбеллиды (Xenoturbellida) 253
Класс Гнатостомулиды (Gnathostomulida). *Б. И. Иоффе* 254
Класс Трематоды, или Сосальщики (Trematoda = Digenea). *Т. А. Гинецинская* 255
Класс Аспидогастриды (Aspidogastrea). *Т. А. Гинецинская* 277
Класс Моногенеи (Monogenoidea). *Т. А. Гинецинская* 278
Класс Гирокотилиды (Gyrocotylidae). *Ю. И. Полянский* 284
Класс Цестоды, или Ленточные черви (Cestoda). *К. М. Рыжиков, П. Г. Ошмарин* 285
Отряд Гвоздичники (Caryophyllacidae) 290
Отряд Псевдофиллидеи (Pseudophyllidea) . . . —
Отряд Цепни (Cyclophyllidea) 292
Класс Амфилиноидеи (Amphilinoidea). *П. Г. Ошмарин* 298
Тип Немательминты (Nemathelminthes). *А. А. Парамонов, М. Д. Сонин* 300
Класс Брюхоресничные, или Гастротрихи (Gastrotricha). *А. В. Чесунов* . . . . —
Класс Нематоды, или Круглые черви (Nematoda). *А. А. Парамонов, М. Д. Сонин* 306
Подкласс Эноплия (Enoplia) 310
Отряд Эноплиды (Enoplida) 311
Отряд Дорилаймида (Dorilaimida) . . . . . —
Отряд Мононхида (Mononchida) 312
Отряды Маримермитида (Marimermithida) и Мермитида (Mermithida) 313
Подкласс Хромадория (Chromadoria) 315
Подкласс Рабдития (Rhabditia) 316
Отряд Рабдитида (Rhabditida) 317
Отряд Тиленхида (Tylenchida) 319
Отряд Стронгилида (Strongylida) 321
Отряд Оксиурида (Oxiurida) 323
Отряд Аскаридида (Ascaridida) 324
Отряд Спирурида (Spirurida) 326
Класс Коловратки (Rotatoria). *А. С. Богословский* 328
Класс Киноринхи (Kinorhyncha). *Б. И. Иоффе* 343
Класс Волосатики (Nematomorpha). *С. Э. Спиридонов* 346
Класс Скребни (Acanthocephala). *А. А. Парамонов* 348
Класс Приапулиды (Priapulida). *Б. И. Иоффе* . . 350
Класс Камптозоа, или Сгибающиеся (Kamptozoa). *Г. Г. Абрикосов* 355
Тип Немертины (Nemertini). *А. А. Парамонов* . . . 357
Тип Кольчатые черви (Annelida). *В. А. Свешников* 361
Класс Первичные кольчецы (Archiannelida). *В. А. Свешников* 363
Класс Многощетинковые кольчецы (Polychaeta). *В. А. Свешников* 365
Подкласс Мезостомиды (Myzostomida) 376
Класс Олигохеты, или Малощетинковые кольчецы (Oligochaeta). *Т. С. Перель, И. И. Малевич* . . . —
Класс Пиявки (Hirudinea). *Е. И. Лукин* 391
Подкласс Древние пиявки (Archihirudinea) . . . 394
Подкласс Настоящие пиявки (Euhirudinea) . . . 395
Отряд Хоботные пиявки (Rhynchobdellea) . . 396
Отряд Бесхоботные пиявки (Archynchobdellea) 402
Тип Щупальцевые (Tentaculata). *Ю. И. Полянский* 407
Класс Форониды (Phoronoidea). *Г. Г. Абрикосов* —
Класс Мшанки (Bryozoa). *Г. Г. Абрикосов* 408
Класс Плеченогие (Brachiopoda). *Г. Г. Абрикосов* 415
Указатель терминов 420
Указатель русских названий 431
Указатель латинских названий 436
Именной указатель 445

ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ

В СЕМИ ТОМАХ

ТОМ 1

Зав. редакцией **Т. П. Крюкова**

Редактор **Л. А. Приходько**

Переплет художника **М. К. Шевцова**

Форзацы художника **В. Д. Овчининского**

Младший редактор **Е. В. Коркина**

Редактор карт **Г. Д. Семенова**

Цветные иллюстрации художников:
Б. А. Гомона, Н. Н. Кондакова, А. В. Кондратьева. Н. Г. Коробовой, Т. Н. Нарбековой, В. И. Преображенской, О. Ф. Хлудовой

Авторы оригинальных фотографий:
Ю. Ф. Астафьев, С. Д. Гребельный, Н. А. Иванов, В. Н. Кашо, В. С. Каган, Н. Н. Марфенин, М. Ф. Осповат, С. Н. Рыбаков, Л. Н. Серавин

Художественный редактор **В. А. Галкин**

Технические редакторы **Н. Н. Махова, Е. Н. Зелянина, Е. В. Богданова**

Корректоры **Н. В. Бурдина, Л. С. Вайтман**



ИБ № 10113

Сдано в набор 02.12.86. Подписано к печати 25.08.87. Формат 84 × 108$^{1}/_{16}$.
Бум. типограф. № 1. Гарнит. Обыкн. новая. Печать высокая.
Усл. печ. л. 47,04 + 0,42 форз. + 6,72 вкл. Усл. кр.-отт. 74,76. Уч.-изд. л. 54,63 + 0,78 форз.+ 8,06 вкл.
Тираж 300 тыс. Заказ 615. Цена 4 руб. 80 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение»
Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
129846, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Московская ордена Трудового Красного Знамени типография № 2
Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
129301, пр. Мира, 105.



ПРАКТИЧЕСКИ ВАЖНЫЕ ГРУППЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛИ
ЯДОВИТЫЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ
ЧЕРВИ — ВОЗБУДИТЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЙ
ПИЯВКИ — ВРЕДИТЕЛИ РЫБОВОДСТВА
ВОЗБУДИТЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЙ
КОРАЛЛЫ — ОБРАЗОВАТЕЛИ РИФОВ И ОСТРОВОВ